Untersuchungen über die Maserbildung beim Rhabarberrhizom

Inauguraldissertation

zur Erlangung der Doktorwürde genehmigt
von der Philosophischen Fakultät der
Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Herbert Würke

aus Frankfurt a./O.

Tag der mündlichen Prüfung: 9. Februar 1933
Tag der Promotion: 28. Februar 1934.

Druck von Dr. F. P. Datterer & Cie., Freising-München

130

Referenten: **Prof. Dr. Schürhoff**
Prof. Dr. Diels

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meiner lieben Mutter

Inhalt.

A. Bisherige Untersuchungen 5
B. Eigene Untersuchungen 10
1. Arbeitsmethode 10
2. Untersuchungen über einige Rumexarten 11
3. Untersuchungen über Rheum palmatum β tanguticum . . . 16
a) Die Wurzel 16
b) Der Blütenstengel 17
c) Das Rhizom 18
d) Der Blattstiel 22
4. Die Entwicklung der inneren Bündel bei Rheum palatum . . 28
5. Die inneren Bündel sind nicht primitiv, sondern progressiv . 33
C. Zusammenfassung 39
Literaturverzeichnis 40
Lebenslauf 41

Das Rabarberrhizom zeigt anatomisch sehr eigenartige Verhältnisse, da es, wie schon seit langer Zeit bekannt ist, sogen. Masern bildet, die histologisch leptozentrische Leitbündel mit kambialer Zuwachszone darstellen.

Während die Tatsache des Auftretens dieser Masern sowie ihre anatomische Struktur schon lange bekannt war, hat man bisher trotz verschiedener vorgenommener Untersuchungen die Entwickelungsgeschichte dieser Masern nicht aufklären können. Da es sich hier um Bildungen handelt, die für die Pharmakognosie von Bedeutung sind, und soweit bekannt, sich nirgends im Pflanzenreich wiederholen, erschien es wertvoll, diese eigenartigen Erscheinungen entwickelungsgeschichtlich aufzuklären. Eine besondere Veranlassung für die Stellung des Themas gab die 1929 erschienene Arbeit von Maheshwari über die Entwicklungsgeschichte von *Rumex crispus*.

A. Bisherige Untersuchungen.

Maheshwari beschäftigte sich in seiner Arbeit mit *Rumex crispus*, das schon vor ihm, wenn auch weniger eingehend, Hérail bearbeitet hatte. In der Einleitung zu seiner Arbeit sagt Maheshwari, daß man heute ungefähr 40 Familien der Dikotyledonen kennt, die sogen. markständige Leitbündel zeigen, daß sie aber daraufhin noch wenig untersucht wurden und ein großes Arbeitsgebiet für botanisch-anatomische Forschungen darstellen.

Maheshwari benutzte zu seinen Untersuchungen junge, im Frühjahr austreibende Stengel der älteren perennierenden Organe und machte denn auch Querschnitte von ausgewachsenen Pflanzen in verschiedenen Regionen. Die Schnitte durch die Vegetationspunkte ergaben keine erwähnenswerten Besonderheiten. Wichtig ist hier nur das von ihm mit folgenden Worten angegebene Verhalten des Prokambiumgewebes: „The innermost cells of the procambium do not form the protoxylem elements but remain undifferentiated and retain their power of division for some time. It is within this innermost area of procambial cells that the internal bundles develop.“ Auf dieses Beibehalten des meristematischen Charakters der inneren Prokambialzellen werde ich später noch ausführlich eingehen. Denn hier scheint mir der Kernpunkt des Problems zu liegen. Der Autor wendet sich dann gegen die Annahme, daß die inneren Bündel von *Rumex crispus* aus Markzellen entstanden seien, wie das ursprünglich angenommen wurde, und läßt daher auch den Namen „markständige Leitbündel“ fallen, um weiterhin nur noch von „inneren Bündeln“ zu sprechen. Die Zellen, aus denen sich die inneren Bündel bilden, unterscheiden sich in Gestalt und Inhalt (sie sind plasmagefüllt und haben einen großen Zellkern) so bedeutend von den

Markzellen, daß man nicht annehmen kann, daß sie beide ein gleiches Endstadium erreichen könnten. Weiter vom Vegetationspunkt entfernt und in älteren Stadien differenzieren sich dann die verschiedenen Gewebearten zu ihren charakteristischen Formen. Die äußeren Bündel sind vollkommen normal, das heißt ihr Siebteil liegt der Peripherie des Stengels zu, während der Holzteil nach innen gelagert ist. Anders ist es aber mit den inneren Bündeln; hier sind Holz- und Siebteil invers angeordnet, und es liegen ein oder mehrere innere Bündel den äußeren gegenüber. Die Holzteile aller gleichsam zu einer Familie gehörigen Leitbündel scheinen nach Maheshwari einem in der Mitte zu denkenden Pol zuzuwachsen. Das Kambium der inneren Bündel ist sekundär und umschließt bald das ganze Bündel; es produziert nach innen neues Siebgewebe und nach außen Holz, das bei längerem Wachstum fast das ganze innere Bündel umschließt. Bei *Rumex crispus,* aber auch bei anderen *Rumex*arten sind alle Bündel von einer mechanischen Scheide umgeben, deren Zellen englumig und dickwandig sind und klar hervortreten. Sie sind verholzt.

Ich werde zeigen, daß diese mechanische Scheide gerade für die *Rumex*arten sehr typisch ist. Befinden sich in gemeinsamer Scheide mehr als ein inneres Bündel, so ist das auf dem Radius des normalen liegende stets das älteste, es entwickelt sich etwas schneller als die etwa später noch entstehenden und ist somit das größte und am besten ausgebildete der inneren Bündel. Trotzdem Maheshwari als höchste Zahl der inneren, in gemeinsamer Scheide liegenden Bündel nur fünf fand, meint er, daß die Entwickelung nie ganz abgeschlossen sei, so daß die Pflanze aus meristematisch gebliebenen Prokambialzellen immer neue Bündel nach Bedarf bilden könne. Diese Annahme mag stimmen, doch sind der Entwickelung innerer Bündel Grenzen gesetzt, so daß ihre Zahl praktisch beschränkt sein wird.

Von Interesse ist es nun, festzustellen, ob sich die Sieb- und Holzelemente beider Bündelarten voneinander unterscheiden. Wie man auf Längsschnitten erkennen kann, sind keinerlei Unterschiede vorhanden, wenn von den durch die Entwickelungszeit bedingten Differenzen in der Größe abgesehen wird.

Da die inneren Bündel ein eigenes Kambium haben, so wachsen sie ständig in die Dicke und ihre Zahl nimmt zu, je tiefer man im Stengel abwärts geht. Ich kann an einer Tabelle zeigen, daß *Rheum* hier ein gleiches Verhalten zeigt. Pflanzen bis zu zwei Jahren haben noch keinerlei innere Bündelanlagen.

Das ist im wesentlichen das von Maheshwari Festgestellte über Rumex crispus. Es wäre nicht angebracht, auf seine Ausführun- über die phylogenetische Entwickelung der inneren Bündel einzugehen und überhaupt an dieser Stelle hierüber etwas Befriedigendes auszusagen; dazu bedarf es noch weiterer Untersuchungen und vor allem einer eingehenden Würdigung und Heranziehung der Stelärtheorie, da ihre neuesten Ergebnisse als Grundlage dienen sollen.

Ich will am Schlusse meiner Arbeit versuchen, ein entwickelungsgeschichtliches Bild der Entstehung der inneren Bündel zu geben, das durch andere Arbeiten neben meinen eigenen Untersuchungen soweit wie möglich gestützt werden soll.

Ebenfalls über *Rumex crispus* hat, wie ich schon oben sagte, Hérail gearbeitet. Um nicht einen Ausdruck anzuwenden, der mißverstanden werden könnte, will ich ihn wörtlich zitieren: „On a donc ainsi deux faisceaux, orientés inversement et situés sur une même ligne radiale; ces deux faisceaux sont parfaitements indépendants l'un de l'autre, mais comme ils sont plongés au milieu d'une même masse scléreuse on avait pu croire que cet ensemble ne constituait qu'un seul et même faisceaux. L'étude du développement montre bien clairement qu'il n'en est rien." Hérail hat also die Auffassung zum Ausdruck gebracht, daß ein Zusammenhang der inneren mit den äußeren Bündeln nicht besteht. Maheshwari dagegen sagt zusammenfassend darüber: „The internal bundles are not formed by division of pith cells as previously supposed, but arise from the inner ends of the same procambial strands which produce the normal bundles."

Ein Schluß auf die ontogenetische Entwickelung der inneren Bündel wird nicht gezogen; immerhin muß es als Fortschritt betachtet werden, daß besonders Maheshwari die Entstehung der inneren Bündel aus Markzellen in Abrede stellt. Diese konnte nur aus der wenig gründlichen Beobachtung der tatsächlichen Verhältnnisse resultieren.

Hier stehen also zwei Ansichten gegeneinander, die meine Untersuchungen soweit wie möglich klären sollen. Nach der Ansicht Maseshwaris entstehen die inneren Bündel, was hier festgehalten werden muß, an der inneren Seite der Prokambialstränge, die auch die normalen Bündel hervorbringen.

Die Familie der Polygonaceen ist anatomisch von zahlreichen Forschern untersucht worden. Immer wieder hat die Anomalie der Gefäßbündel zu Diskussionen angeregt, und man suchte und fand Parallelen zu anderen Pflanzenfamilien, es wurden sogar rindenständige Gefäßbündel z .B. bei den Casuarinen gefunden. Der anormale Zentralzylinder gab Anlaß, zwei hervortretende Typen in der Anatomie dieser Pflanzenfamilien aufzustellen. De Bary unterscheidet bei Pflanzen mit markständigen Bündeln solche, bei denen das normale Gefäßbündelnetz unregelmäßig verzweigt ist, z. B. die *Gunnera*-Arten und die *Nymphaeaceen,* und solche, bei denen das Bündelsystem ringförmig angeordnet ist, wozu die Familien der *Cucurbitaceen* und der *Piperaceen* gehören. Die Gattungen *Rumex* und *Rheum* wurden später von Peterson und Möbius untersucht (s. Maheshwari, S. 91). Die Autoren fanden bei zahlreichen, nicht bei allen Arten, innere Leitbündel. Ebenso gab Sanio in der „Botanischen Zeitung" von 1864 einen Bericht, der sich mit diesen Leitbündel-Anomalien befaßte. Eingehender beschäftigte sich Dutailly

mit der Materie. Er meint, daß ein Querschnitt von *Rumex* in der Anatomie sehr viel Ähnlichkeit mit dem Monokotyledonen-Typus habe. Dem ließe sich entgegenhalten, daß die mehr ringförmige Anordnung des inneren Bündelsystems und des Kambiums der einzelnen Bündel einen solchen Vergleich nur schwer zulassen. Er spricht dann weiter von den inneren Bündeln der Rheumaarten: „Ces faisceaux constituent à l'intérieur des faisceaux normeaux, un cercle unique comme ceux du Rumex patientia." Wie meine weiteren Ausführungen und die Abbildungen zeigen werden, ist diese Ansicht durchaus zutreffend, nur fehlt hier wieder der weitere Schluß auf ihre genetische Entwickelung.

Während bei den *Rumex*arten von manchen Forschern erkannt wurde, daß die inneren Bündel wenigstens in genetischer Hinsicht zu den normalen in Beziehung stehen, wurde das anfangs für *Rheum* nicht festgestellt. Die Anomalie besonders des Rhabarberrhizoms ist aber auch anatomisch von derjenigen der *Rumex*arten verschieden. Sehr gute Berichte über die Anomalie der *Rhabarberrhizoms* geben Haberlandt, und vor allem de Bary. Letzterer führt folgendes aus: „Durch dieses (das Mark des Rhizoms) verlaufen in der Jugend in dicht übereinander stehenden, den Knoten entsprechenden Querzonen, quere Stränge, welche die Blattspurstränge miteinander verbinden und untereinander ebenfalls netzartig verbunden sind, teils durch quere Äste, teils durch vertikale, vorzugsweise in der Nähe des Holzringes verlaufende. Alle diese Verbindungsstränge sind anfangs je ein Bündel von gestreckten Kambiformzellen und Siebröhren. Sie stehen mit den Siebröhren der Blattspurstränge in Kontinuität, die von diesen ins Blatt ausbiegen". De Bary schildert dann weiter die Bildung des Kambiums der Masern und des invers angeordneten Holzteiles.

Das Wichtigste der bisherigen Ergebnisse habe ich hier zusammengestellt und kann daher die anderen Autoren, die sich in ihren Werken mit dieser problematischen Materie befassen, nur dem Namen nach aufzählen. Es sind: von Berg, Meyer, Tschirch und Solereder.

Es verdient noch hervorgehoben zu werden, daß der eigentliche Entdecker der Masern des Rhabarberrhizoms Schmitz war. In einem Bericht der Naturforschenden Gesellschaft, Halle 12. Oktober 1874, sprach er zum erstenmal von der eigenartigen Stele des Rhabarberrhizoms und von den Masern, die ja ein überaus charakteristisches Schnittbild geben.

Schmitz kam durch seine Untersuchungen am Rhizom zu folgender Auffassung über die Entstehung der Masern: die isolierten Siebstränge, aus denen die Masern entstehen, sind Abzweigungen der normalen, äußeren Siebstränge, umgeben sich bald mit einem Kambium, das nach außen Holz- und nach innen neues Siebgewebe bildet, und müssen, da sie ja durch das Dickenwachstum innerhalb des normalen Holzes zu liegen kommen, dieses durchsetzen. Schmitz führt

wörtlich aus: „Die Verbindung beider Stränge geschieht nun so, daß der zentrale Phloemteil der Anastomosenstränge, der wie erwähnt, anfangs überwiegt, mit dem äußeren Phloemteil des Blattspurstranges in Verbindung tritt. Diese Verbindung bleibt erhalten, wenn die Blattspurstränge sich allmählich zu einem Ring vereinigt haben und vermittelst des Kambiumringes in die Dicke wachsen. Der später oft ziemlich breite Holzring wird also stets von solchen Anastamosensträngen durchsetzt bleiben, die radial nach außen bis zu den primären Phloemsträngen verlaufen und sich dort ansetzen.". Es müßten nach dieser Deutung beim sukzessiven Schneiden des Rhizoms oder des Blütenstengels Schnitte vorkommen, wo dieses Verhalten der Leitbündel deutlich wird. Mir sind aber tatsächlich solche Schnitte niemals vorgekommen; die Abbildungen, die ich bringe, sind aus einer großen Anzahl ausgewählt, von denen keiner dieses Verhalten zeigte, Abbildungen 6—17.

Ich kann mich infolgedessen dieser Ansicht Schmitz' nicht anschließen, wenn ich auch weiß, daß das Studium der anatomischen Verhältnisse besonders eines dicken Rhizoms, wie Schmitz es benutzt, seines verwickelten Baues wegen äußerst schwierig ist. Ich habe auch zuerst meine Untersuchungen an Rhizomen ausgeführt, gelangte aber dabei zu der Überzeugung, daß das Rhizom für entwickelungsgeschichtliche Untersuchungen über die Entstehung der Masern durchaus ungeeignet ist, wie das auch aus der Beschreibung der Anatomie des Rhizoms hervorgeht.

Die Schilderungen der Anomalie sind bei den erwähnten Autoren zum Teil sehr eingehend, doch wollte es mir erscheinen, als wenn das Kernproblem in allen diesen Arbeiten nicht berührt worden war, nämlich: stehen die markständigen Bündel in irgendeiner morphologischen, genetischen oder biologischen Beziehung zu den normalen oder sind sie von letzteren völlig unabhängige Neubildungen?

Es ist wohl selbstverständlich, daß es sich bei der vorliegenden Arbeit nicht darum handeln kann, die Forschungsergebnisse der früheren Autoren nochmals zu revidieren, doch müssen eingehende Untersuchungen gemacht werden, um klare Schnittbilder und übersichtliche Gefäßbündelbildungen in der Pflanze erkennen zu lassen. So war es also nötig, nicht nur gute Schnittbilder für alle Stadien der Pflanzen, sondern auch für alle Regionen derselben anzufertigen.

Da wir in der Wissenschaft noch nicht geklärte Erscheinungen im Naturgeschehen nicht einfach auf sich beruhen lassen, sondern nach dem tieferen Grund fragen, so werden wir auch hier versuchen, außer der Entstehungsgeschichte der markständigen Bündel nach dem tieferen Grunde ihres Auftretens zu fragen. Dazu ist außer den anatomischen Untersuchungen auch erforderlich, daß wir die Morphologie dieser Pflanzen, ihre Biologie und die auf sie wirkenden äußeren Faktoren in Betracht ziehen. Nur so ist es möglich, einigermaßen genügende Antworten auf zahlreiche sich aufdrängende Fragen zu

geben, die zugleich erkennen lassen, daß das Problem nicht nur von anatomischer Seite zu lösen ist.

Entweder steht der innere Bündelkreis in keinem Zusammenhang sowohl in morphologischer als ontogenetischer Hinsicht mit dem normalen, oder er ist, wie auch immer gestaltet, ein Glied desselben. Es muß das Gewebe, aus dem er entsteht, einwandfrei festgestellt werden. Warum legt die Pflanze ein neues Bündelsystem an? Es wäre doch denkbar, daß ein gesteigertes Leitungsbedürfnis für Wasser und Nährstoffe durch Vergrößerung des Querschnittes der normalen Bündel von der Pflanze erreicht würde. Solche inneren Bündel kommen meist bei rankenden, also mit langem Stengel versehenen Gewächsen, und bei perennierenden Pflanzen vor. Ein Siebteil eines Leitbündels ist viel geschützter, wenn er im inneren Gewebe der Pflanze liegt, als wenn er an der Peripherie des Organs gelegen ist. Diese Anordnung wäre besonders für solche Pflanzen nützlich, denen mechanische Einrichtungen fehlen.

Zum Schluß möchte ich noch folgendes erwähnen: Die Elemente beider Bündelkreise stimmen völlig überein und zeigen auch keinerlei Abweichungen von den längst bekannten typischen Formen der Gefäße und Siebröhren. Um so mehr ist es verwunderlich, daß von sekundär gebildeten Kambium Holz nach außen und Siebgewebe nach innen gebildet wird. Auch der mechanische, bzw. Libriformring, der die inneren Bündel sowohl wie die normalen teilweise umgibt, besteht aus ein und derselben Art von Zellen. Das Problem der inneren Bündel oder Masern ist also gar nicht so einfach zu lösen, und ich war mir bewußt, daß zahlreiche Versuche nötig waren, um zuerst einmal eine gewisse Übersicht zu erlangen.

B. Eigene Untersuchungen.

1. Arbeitsmethode.

Das Material für die ersten Untersuchungen zog ich mir selbst aus Früchten von Rheum palmatum, β tanguticum, die mir von der Verwaltung des Botanischen Gartens, Berlin-Dahlem freundlichst zur Verfügung gestellt wurden. Ich bettete die jüngsten Stadien der Wurzeln, Rhizome und Stengel in üblicher Weise in Paraffin ein, um sie mit dem Schlittenmikrotom zu schneiden. Wegen der Zartheit des Materials mußte ich öfters bis 20 μ dicke Schnitte machen. Besonders schwierig war das Färben derselben mit Safranin und Anilinblau, weil der reichlich in der Pflanze vorhandene braune Farbstoff störend wirkte. Nach Behandlung der Schnitte mit Eau de Javelle zur Beseitigung des Farbstoffes rissen diese, und trotz guten Auswaschens mit verdünnter Salzsäure und Wasser nahmen sie das Anilinblau nicht mehr auf. Dagegen war die Färbung mit Safranin nach der Differenzierung sehr intensiv. Das in Alkohol eingelegte Material einer ausgewachsenen Pflanze mit Rhizomteilen hatte mir Herr Prof. Dr. Schürhoff gütigst zur Verfügung gestellt, und ich selbst habe noch, wo es nötig war, Frischmaterial verwendet.

Besser als die Jugendstadien waren die ausgewachsenen Pflanzen zu behandeln. Die Stengel der einzelnen Exemplare wurden in 10 cm lange Stücke zerlegt, diese durch Numerierung kenntlich gemacht und mit einem Handmikrotom geschnitten. Nachdem die Stengelteile, die für meine Untersuchungen wichtig waren, auf diese Weise ausgewählt wurden, schnitt ich sie immer

von Zentimeter zu Zentimeter oder, wenn nötig, in noch kürzeren Intervallen mit dem Handmikrotom, bis alle Stadien der Entwickelung der inneren Bündel vorhanden waren. Die Abbildungen von Rheum palmatum stammen von einer Pflanze mit ungefähr 120 cm hohem Blütenstil.

Die Schnitte wurden mit Chloraljodanilinlösung gekocht und in Glyzerin oder auch in Hoversche Lösung, die sich hierfür gut eignet, eingebettet. Das angewandte Reagenz gab eine vorzügliche Differenzierung der einzelnen Gewebearten, die so deutlich war, daß die Schnitte photographiert werden konnten. Wichtig war es selbstverständlich beim sukzessiven Schneiden, die Schnitte genau zu numerieren, um ihre Entfernung voneinander in der Pflanze feststellen zu können. Die Schnitte durch das Rhizom können wenig instruktiv sein, da, wie noch weiter unten ausführlich dargelegt werden soll, die Knotenebenen im Rhizom dicht übereinander liegen und normale und anormale Leitbündel durch zahlreiche Anastomosen miteinander verbunden sind und in den Knotenebenen auch untereinander Querverbindungen eingehen. Aus diesem Grunde eignen sich Querschnitte von Rhizomen nicht zu Abbildungen.

2. Untersuchungen über einige Rumexarten.

Wegen der Kompliziertheit der anatomischen Verhältnisse bei der Rhabarberpflanze, besonders beim Rhizom, mußte ich, um zum Verständnis ihrer anatomischen Anomalie zu gelangen, einen Umweg machen und meine Untersuchung bei Pflanzen beginnen, die den Rheumaarten nahestehen, bei denen die anatomischen Verhältnisse aber etwas einfacher liegen. Dieses Material fand ich in verschiedenen Rumexarten. In der Tat ist nicht nur ihr ganzer Habitus, besonders im blühenden Zustande, dem der Rhabarberpflanze sehr ähnlich, sondern auch ihre Anatomie zeigt weitgehendste Übereinstimmung. Zudem sind die Pflanzen durchweg kleiner, daher besser zu untersuchen als der Gigant unter ihnen, Rheum palmatum.

Von den sechs Rumexarten, die ich zur Untersuchung heranzog, zeigten die letzteren drei insofern ein grundverschiedenes anatomisches Verhalten, als sie keine inneren Bündel hatten. Die innere Struktur ist für jede einzelne Art charakteristisch, und die weiter unten besprochenen Typen kommen durch die Abbildungen 1, 2, 3, 4, 5 gut zum Ausdruck. Es wurden untersucht: Rumex patientia, Rumex crispus, Rumex domesticus, ferner Rumex acetosa, Rumex alpinus und Rumex salicifolius. Alle Abbildungen sind Querschnittsbilder der Blütenstengel, und man erkennt leicht, daß bei keiner Art der mechanische Ring, der die Bündel mehr oder minder vollständig umgibt, fehlt. Diese, die Gefäßbündel umgebende Scheide, hat bei den verschiedenen Arten eine mehr oder minder elliptische Form und besteht aus dickwandigen, im Querschnitt rundlichen, mehrere Schichten breiten Zellen, die mit Chloraljodanilin dunkelgelb gefärbt wurden. Besonders schlank, manchmal fast keilförmig im Umriß, ist diese Scheide bei Rheum, da aber die Elemente, aus denen sie besteht, hier nicht verholzt sind, habe ich sie mit Li = Libriform bezeichnet. Ihre Darstellung in den schematischen Zeichnungen ist die gleiche wie bei den Rumexarten

M. Dammer in Engler-Prantl IV, 1, a unterscheidet in bezug auf die innere Struktur der Polygonaceen vier Typen, je nachdem an die

innere Epidermis angrenzende Bastzellgruppen im kollenchymatischen Gewebe liegen, ob Gefäßbündel mit Baststrängen in diesem Gewebe vorkommen, ob die Epidermiszellen an den tangentialen Wänden verdickt sind und endlich, ob nur ein gleichmäßig verdicktes kollenchymatisches Grundgewebe vorhanden ist, in dem kein Gefäßbündel und keine Baststränge liegen. Diese Angaben zeigen schon die Mannigfaltigkeit der anatomischen Verhältnisse der Polygonaceen, die Dammer zwangen, mehrere Strukturtypen zugrunde zu legen. Wenn ich hier die kurze Beschreibung eines Stengelquerschnittes folgen lasse, so tue ich es mehr, um die gemeinsamen, als die unterscheidenden Merkmale hervorzuheben. Wegen dieser verweise ich auf die Erklärungen zu den Abbildungen.

Die ein- oder mehrschichtige, aus tangential gestreckten Zellen bestehende Epidermis besitzt vereinzelt kurze, einzellige Haare. Das sehr schmale, kaum hervortretende, aus zarten Zellen bestehende Phellogen begrenzt nach innen zu die Elemente der primären Rinde, die aus parenchymatischen Zellen besteht. Nun folgt darunter ein mächtiges Kollenchymgewebe, dessen an den Ecken stark verdickte Zellen isodiametrisch sind. Die Anordnung dieses Gewebes gibt vor allem die Unterschiede der Querschnittsbilder des Stengels. Bei *Rumex acetosa* (Abbildung 4) beschränkt es sich beispielsweise auf die Stengelrippen. Die Endodermis, die unter dem Kollenchymgewebe liegt und manchmal in einzelne Segmente zerlegt wird, ist mehrere Zellreihen dick und war mit Chloraljodanilin tiefblau gefärbt, daher gut zu erkennen. Das die einzelnen Bündel umgebende mechanische Gewebe schließt sich zuweilen zu einem Ring zusammen. Das meist obliterierte Siebgewebe, dessen Querschnitt mehr oder minder elliptisch ist, besteht aus Siebröhren und Geleitzellen und wird mehr oder minder ebenso wie der aus Tracheen und Holzparenchym gebildete Holzteil des Gefäßbündels von dem oben beschriebenen mechanischen Gewebe umschlossen, dessen Formunterschiede im Quer-

---

Erläuterungen zu den Abbildungen.

A. Photographien.

Abb. 1. Querschnitt des Stengels von Humex patientia. Bikollaterale Gefäßbündel und sich entwickelnde innere treten hervor. Besonders das Bündel ganz rechts ist zu beachten, an dessen innerem Teil sich zwei neue Bündel entwickelt haben.

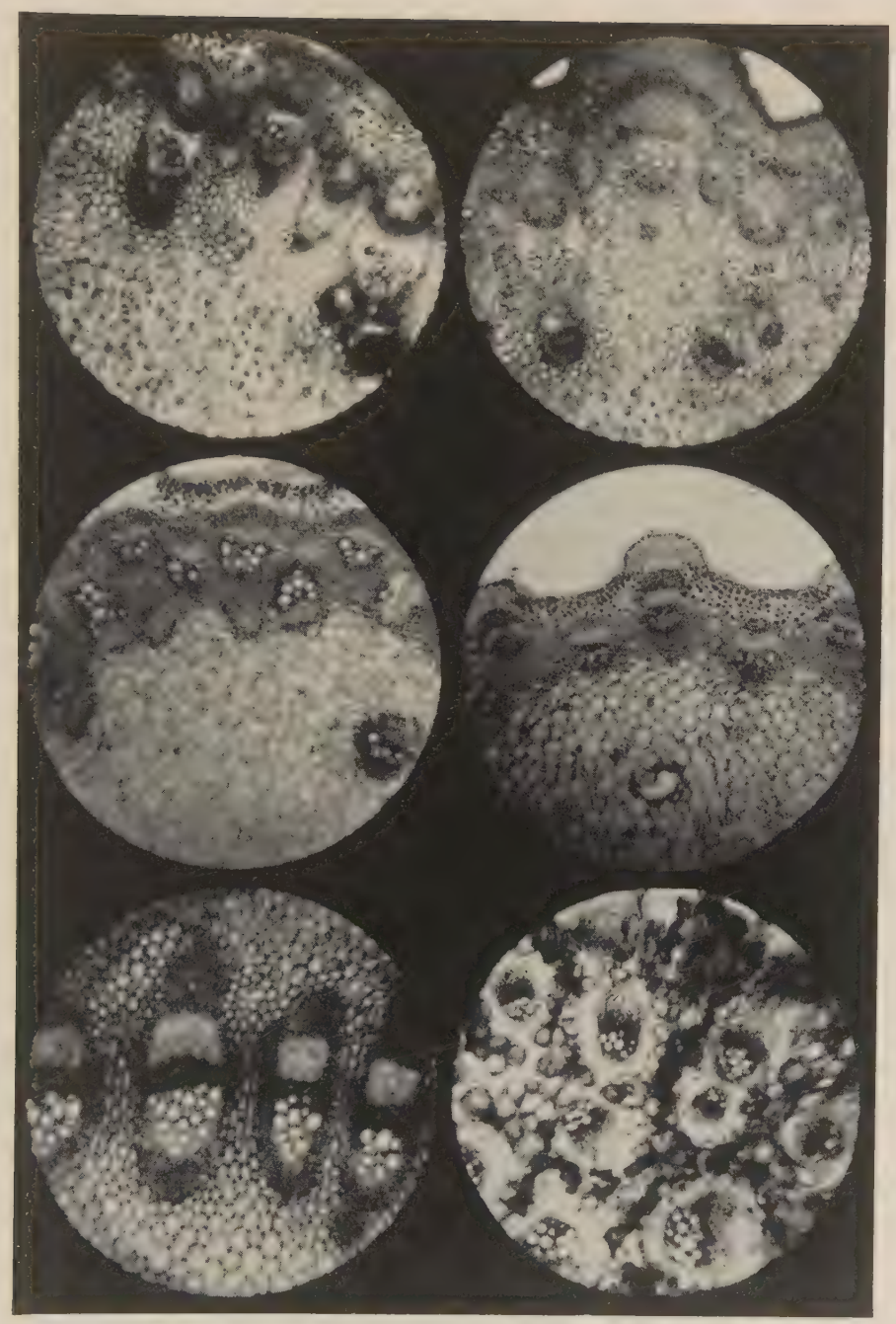
Abb. 2. Querschnitt durch den Stengel von Rumex crispus. Ebenfalls bikollaterale und schon fast ganz fertig gebildete innere Bündel sind vorhanden, deren Sieb- und Holzteile wie auch bei 1 und 3 invers angeordnet sind. Besonders hinzuweisen ist auf die beiden größten Leitbündel.

Abb. 3. Querschnitt durch den Stengel von Rumex domesticus. Ein inneres Bündel liegt völlig frei im Markgewebe. Gut abgegrenzte, alle Bündel einschließender Sklerenchymring.

Abb. 4. Querschnitt durch den Stengel von Rumex acetosa. Keine inneren Bündel, stark hervortretende kollenchymatische Rippen, an die je ein Leitbündel dicht herantritt. Scharf abgegrenzter sklerenchmatischer Ring.

Abb. 5. Querschnitt durch den Stengel von Rumex alpinus. Keine inneren Leitbündel. Auffallende Ähnlichkeit der Struktur, abgesehen von dem Fehlen der inneren Bündel mit der von Rheum p. (Vgl. auch Abb. 14.)

Abb. 6. Querschnitt durch einen Blattstiel von Rheum p. Man beachte die Bündel mit zueinander gekehrten Holzteilen (oben 3. Bündel von rechts). Die hellen Partien sind Assimilationszellen, die dunklen führen einen braunen Inhalt, sind weitlumiger und dickwandiger als die des Assimilationsgewebes.



1 2 3 4 5 6

schnittsbild ebenfalls auffallend sind. Die Markstrahlen bestehen aus radial gestreckten, oft mehrere Reihen breiten Zellen, deren Lumina in der Nähe der Gefäße kleiner sind als in der Mitte zwischen ihnen. Die Zellen des großen Markes sind ziemlich dünnwandig, zum Zentrum des Stengels hin weitlumiger werdend und von im Querschnitt isodiametrischer Gestalt. Sie sind im Herbst mit Reservestoffen dicht gefüllt.

Betrachtet man die Gefäßbündel von *Rumex patientia, Rumex crispus* und *Rumex domesticus* (Abb. 1—3), so erkennt man leicht, daß manche dieser Gefäßbündel außer dem normalen Sieb- und Holzteil noch einen zweiten Siebteil zum Zentrum des Stengels radiär angeordnet besitzen. Außer diesen Bündeln mit zwei Siebteilen sind solche vorhanden, die in gemeinsamer sklerenchymatischer Scheide noch invers orientierte innere Bündel haben. Diese Verhältnisse werden besonders gut durch die Abbildungen 1 und 2 demonstriert. Bei Abbildung 3 ist ein inneres Bündel sichtbar, das frei im Mark liegt.

Maheshwari weist, wie ich schon sagte, darauf hin, daß die Holzteile der normalen und auch die der inneren Bündel von *Rumex crispus* gleichsam einem gemeinsamen Pol zugekehrt seien, was die Abbildungen bestätigen. Diese Tatsache könnte die Ansicht mancher Autoren unterstützen, daß die normalen sowohl wie die anormalen Bündel aus denselben Initialien hervorgehen, die meist als Prokambialzellen bezeichnet werden. Sie sind sehr dünnwandig, vollkommen plasmagefüllt und besitzen einen großen Kern, die typischen Merkmale für Bildungsgewebe-Elemente.

Die Abbildungen 4 u. 5 zeigen Querschnitte durch den Stengel von *Rumex acetosa* und *Rumex alpinus*. Auf den ersten Blick fällt auf, daß sie keine inneren Bündel haben. Ebenso hat *Rumex salicifolius,* das ebenfalls untersucht wurde, keine inneren Bündel. *Rumex acetosa* zeigt die eigentümliche kollenchymatische Verdickung der Stengelrippen, an die bestimmte Bündel dicht herantreten. *Rumex alpinus* ähnelt in hohem Maße der inneren Struktur von *Rheum palmatum,* s. Abbildungen 14.

Die oben erwähnten Bündel mit zwei Siebteilen haben große Ähnlichkeit mit bikollateralen, wenn auch die immer vorhandene sklerenchymatische Scheide diese Verhältnisse nicht so klar erkennen läßt wie z. B. bei den *Cucurbitaceen* und *Solanaceen,* wo sie durchaus eindeutig sind. Über das Auftreten von bikollateralen Leitbündeln sowohl bei hochentwickelten Pflanzenfamilien als auch bei niedrig stehenden wird später noch ausführlich zu sprechen sein.

Besonders groß sind die Siebteile der Gefäßbündel von *Rumex crispus,* wogegen sich hier das Sklerenchymgewebe auf eine schmale Zone beschränkt (Abbildung 2).

Nach Maheshwari entstehen die inneren Bündel aus dem inneren Teil derselben Prokambialzellreihen, die auch die normalen bilden, und treten zuerst als von Sklerenchym umgebenes Siebgewebe auf, das bald an seinem Rande ein Kambium erzeugt, welches später

den Siebteil fast ganz umschließt und nun sekundär nach außen, also dem normalen Bündel zu, Holz und nach innen Siebelemente bildet. Das Holz kann soweit zunehmen, daß es beinahe das ganze innere Bündel umgibt. An Hand einiger Abbildungen möchte ich noch zeigen, daß durch das ständige Dickenwachstum der inneren Bündel die anliegenden Markzellen zusammengedrückt werden (Abbildungen 8, 11).

Es lag hier nahe, das Auftreten bikollateraler Leitbündel mit der Haploïdzahl ihrer Chromosomen zu vergleichen, da ja auch sie Aufschluß darüber geben kann, ob eine Eigentümlichkeit des Pflanzenkörpers als primitiv oder als progressiv zu betrachten ist. Gerade die *Rumex*-Arten zeichnen sich nun dadurch aus, daß sie polyploide Reihen bilden, und man geht zweifellos nicht fehl, wenn man die polyploiden Arten als höherstehend, also als progressive Formen wertet. Eine die *Polygonaceen* betreffende Arbeit über ihre Haploidzahlen lag von Jaretzky vor, und ich stellte die folgende Tabelle zusammen, aus der sich ergab, daß immer nur die polyploiden Arten bikollaterale Leitbündel besitzen. Wir können wohl aus diesem Grunde die bikollateralen Leitbündel der Polygonaceen als Neuerwerbungen auffassen. Ich möchte aber zunächst nur auf die Tatsachen eingehen und eine Tabelle folgen lassen.

Nr.	Name	Haploidzahl	Art der Gefäßbündel
1	*Rumex acetosa*	7 + 8	kollateral
2	*Rumex bucephalophorus*	8	„
3	*Fagopyrum exculentum*	8	„
4	*Fagopyrum tartaricum*	8	„
5	*Rumex alpinus*	10	„
6	*Rumex salicifolius*	10	„
7	*Rheum palatum L.*	11	pot. bikollateral
8	*Rheum officinale Baill.*	11	pot. bikollateral
9	*Rumex maritimus*	20	bikollateral
10	*Rumex crispus*	30	„
11	*Rumex patientia*	30	„
12	*Rumex domesticus*	40	„

Aus vorstehender Tabelle ergibt sich, daß die *Rumex*arten mit einfachkollateralen Leitbündeln die kleinere Haploidzahl bis zu 10 haben. Die anderen mit bikollateralen Leitbündeln und auch inneren haben ein Vielfaches dieser Chromosomenzahl, hier bis 40. Die diözische *Rumex acetosa* hat 7 + 8 und *Rumex bucephalophorus* 8 Chromosomen. Diese Arten haben sich nach Jaretzky infolge ihrer phylogenetischen Entwickelung weit von dem Grundtypus entfernt. Die diözesischen Arten durch Chromosomenverlust am weitesten. Der Grundtypus ist nach ihm *Rheum* mit der Haploïdzahl 11. Ohne weitere Schlüsse ziehen zu wollen, die ja den Rahmen meiner Arbeit weit überschreiten würden, möchte ich doch hier vorausschicken, daß Jaretzkys Annahme mit *Rheum* als Grundtypus durchaus mit meinen Feststellungen übereinstimmt. Denn wenn sowohl die Vermin-

rungen der Zahl der Chromosomen als auch ihre Vermehrung eine Fortentwickelung der Art bedeutet, so stände im Mittelpunkt *Rheum* mit potentiell bikollateralen Leitbündeln, was noch zu zeigen sein wird. *Rumex acetosa* mit 7+8 Chromosomen und einfach kollateralen Bündeln hätte sich nach der einen Richtung und *Rumex domesticus* mit 40 Chromosomen und bikollateralen und inneren Bündeln nach der anderen Richtung entwickelt. Es wird angezeigt sein, diese Verhältnisse noch später eingehend zu untersuchen.

Was ergibt sich nun aus dem anatomischen Studium der *Rumex*-arten und wie muß die Untersuchung bei Rheum geführt werden, um eine Erklärung seiner anormalen Struktur zu erhalten? Hierzu sollen folgende Tatsachen wichtige Hinweise geben.

1. Drei von den untersuchten *Rumex*arten haben innere Bündel; die drei anderen besitzen solche nicht. Ihre Leitbündel sind einfach kollateral.

2. Eine Anzahl der Leitbündel ist bikollateral; sie kommer aber nur bei den *Rumex*arten vor, die auch innere Bündel besitzen.

Stehen daher die inneren Leitbündel in irgendeinem genetischen oder anatomischen Zusammenhang mit den normalen, so können sie nur als Abzweigungen aus bikollateralen Bündeln entstanden gedacht werden, wobei hier nicht in Betracht gezogen werden soll, ob die normalen Leitbündel trotz bikollateraler Anlage als solche erkenntlich sind oder nicht.

Untersuchungen über Rheum palmatum β tanguticum.

Trotzdem in allen Lehrbüchern der Pharmakognosie eine genaue Beschreibung der Morphologie sowohl als auch der Anatomie der Rhabarberpflanze vorliegt, möchte ich doch besonders auf die anatomischen Verhältnisse näher eingehen; erstens, um betreffs der termini technici keine Mißverständnisse aufkommen zu lassen, und ferner, um in der anatomischen Beschreibung ein Ganzes zu geben, das nicht aus anderen Arbeiten ergänzt werden muß. Meist ist auch nur die Anatomie des Rhizoms beschrieben worden, und manche dieser Arbeiten sind älteren Datums. Ich verweise hier besonders auf Berg, A. Meyer, A. Tschirch, Tschirch-Österle.

Die *Rheum*arten, von denen wir ungefähr 20 kennen, bastardieren außerordentlich leicht, weswegen bei in der Kultur befindlichen eine genaue Klassifizierung der Stammform oft schwierig ist.

Die folgenden Ausführungen beziehen sich nur auf *Rheum palmatum β tanguticum*, die zu untersuchen deswegen nahe lag, weil sie als offizinelle Pflanze bekannt ist und ihrer anatomischen Anomalie wegen auch rein botanisches Interesse verdient.

a) Die Wurzel.

Die bei älteren Pflanzen sehr dick werdende Wurzel ist anfänglich ein fädliches Gebilde, das aber bald an Umfang zunimmt und sich

schon bei einigen Wochen alten Pflänzchen merklich verdickt hat. Sie ist tetrarch, vollkommen normal gebaut, besitzt also keine inneren Bündel wie das Rhizom, hat dagegen die gleichen Inhaltstoffe wie dieses. Ältere ziemlich dicke Stücke werden deswegen auch pharmazeutisch verwendet.

b) Der Blütenstengel.

Auch der Blütenstengel besitzt einen Kreis innerer Bündel, der in den obersten Regionen noch nicht ausgebildet ist. Diese inneren Bündel entsprechen vollkommen den sogen. Masern des Rhizoms, weil ihr Holz- und Siebteil wie bei diesen invers angeordnet und beide, Rhizom und Blütenstiel phylogenetisch homologe Organe sind. Der Blütenstengel der Rhabarberpflanzen erreicht besonders bei den offizinellen Arten eine beträchtliche Höhe und ist nur in seinen mittleren und oberen Regionen markerfüllt, sonst aber in ausgewachsenem Zustande weiter unten hohl und mit zahlreichen Knoten versehen. Auch der Umfang ist entsprechend der Höhe beträchtlich. Es wurde auch der Blütenstengel von *Rheum rhaponticum* untersucht, der keine inneren Bündel hatte.

Ich möchte hier kurz auf die Anatomie eines solchen inneren Bündels eingehen (Abb. 8 und 18): Aus allen Richtungen laufen auf einen Punkt mehr oder minder geschlängelte Markstrahlen zu, die mit einem dunkelbraun gefärbten Inhaltsstoff erfüllt sind. Im Zentrum des inneren Bündels befindet sich obliteriertes Siebgewebe, das bei dem ständigen Wachstum, welches durch ein sekundäres Kambium erzeugt wird, auch zwischen die übrigen Parenchymzellen gelangt. Die durch ihre Farbe scharf markierten Markstrahlen lassen das ganze Gebilde sehr gut hervortreten; es hat im Blütenstengel meist eine ovale Gestalt. Die Siebröhren der inneren Bündel sind in keiner Weise von denen der normalen Bündel verschieden. Die Zellen der Markstrahlen sind relativ groß, radial gestreckt und lassen außer den schon erwähnten Siebelementen stärke- und oxalatführendes Parenchymgewebe zwischen ihren Reihen frei. Bald bildet sich in einiger Entfernung vom Zentrum ein Kambium, das sich zu einem Kreise schließt und besonders im Rhizom die Reihen der Markstrahlenzellen durchschneidet, wenn die Maser an Umfang zunimmt. Dieses Kambium bildet nun seinerseits nach innen neues Siebgewebe und nach außen Holzelemente, die sich von denen der normalen Bündel ebenfalls nicht unterscheiden. Das produzierte Holz besteht aus Tracheen und Holzparenchym und ist stets dem des normalen Bündels zugerichtet (s. Abb. 13). Das anfänglich nur an einer Seite entstehende Holz wird aber später an der ganzen Peripherie des inneren Bündels gebildet, jedoch scheinen manche Stellen bevorzugt zu sein, so daß die entstehenden Gebilde eine mehr längliche Form erhalten. Das umliegende Markgewebe wird von den Masern oder inneren Bündeln, die ständig in die Dicke wachsen, mehr und mehr zurückgedrängt. So erklärt sich die Erscheinung, daß bei den *Rumex*-arten die am tiefsten im Mark liegenden inneren Bündel am größten

werden, da sie ja hier den geringsten Widerstand zu überwinden haben.

Alle Bündel, auch die inneren, sind von einer überaus charakteristischen, mechanischen Scheide umgeben, deren Zellen bei Rheum nicht verholzen. Da der Blütenstengel bei Rheum, besonders in den unteren Regionen hohl ist, so bedarf er eines starken Schutzes, den die großen Leitbündel und die mächtigen Libriformmassen liefern.

c) Das Rhizom.

Das Rhizom des Rhabarbers zeigt als besonderes Merkmal die schon lange bekannte anormale Struktur, die sich im Vorhandensein des Mascrstrahlkreises dokumentiert. Es wird besonders bei älteren Pflanzen sehr dick und fleischig und bildet mit seinen zahlreichen wichtigen Anthrachinonderivaten den arzneilich wertvollsten Teil der Pflanze. Das Rhizom bildet sich aus dem epikotylen Glied des Stengelchens, wächst nur langsam in die Länge, um so stärker in die Dicke. Die jedes Frühjahr neu erscheinenden Blattrosetten stehen mit ihren Basen spiralig an der Peripherie bis dicht an die Terminalknospe heran, die nach ungefähr sieben Jahren zum Blütenstengel ausreift; letzterer ist schon weiter oben eingehend beschrieben worden. Die Internodien sind durch diese Blattanordnung im Rhizom äußerst kurz, und die Knotenebenen liegen so dicht übereinander, daß jeder Querschnitt zahlreiche Gefäßbündel mehr oder minder schief treffen muß. Ist dadurch das Schnittbild schon sehr verworren, so wird es noch unübersichtlicher dadurch, daß die normalen sowohl wie die inneren Bündel durch Queranastomosen verbunden sind, die ebenfalls zahlreich angeschnitten werden. Zudem ist der reichlich vorhandene dunkelbraune Farbstoff sehr störend für die Unterscheidung der Zellarten, wie ich schon weiter oben erwähnt habe. (Abb. 15 zeigt die Unklarheit eines Schnittes, der 2 cm über der Ansatzstelle des Rhizoms lag.)

Ein Querschnitt durch ein jüngeres Rhizom läßt folgende anatomischen Verhältnisse erkennen: Die äußerste Rindenschicht, das Periderm, besteht aus einer aus tangential gestreckten Zellen zusammengesetzten Korkschicht, dem Phelloderm und dem sehr zarten Phellogen. Letzteres bedeckt die aus quer gesteckten parenchyma-

Abb. 7. Querschnitt durch ein ganz junges Rhizom. Das Markgewebe im Innern ist locker und stark tingiert. Innere Bündel sind noch nicht vorhanden.

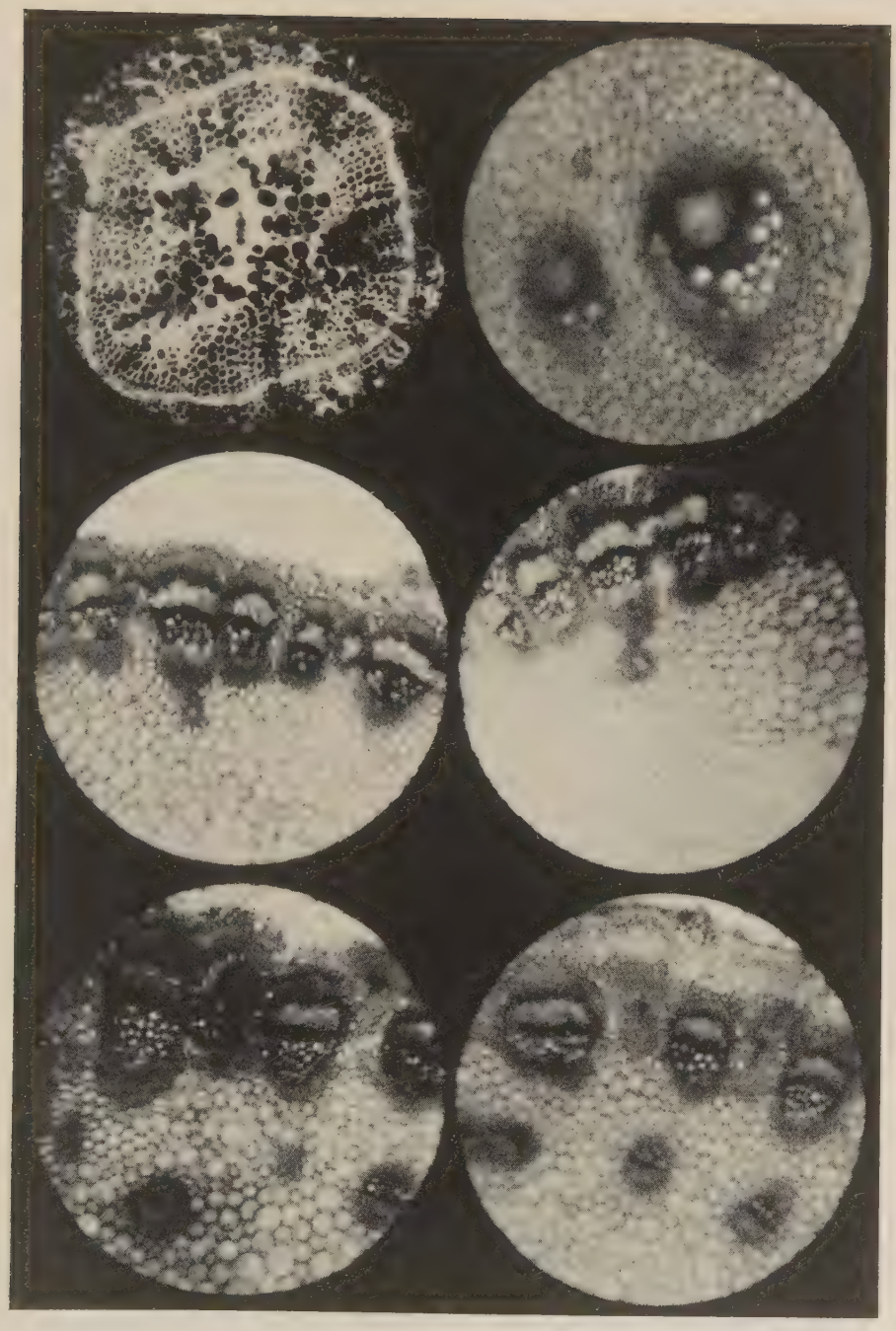
Abb. 8. Querschnitt durch zwei innere Bündel des Stengels von Rheum p. Das Holz ist dem der normalen Bündel zugerichtet, die hier nicht abgebildet sind. Der halbkreisförmige Siebteil im Innern ist besonders bei dem großen Bündel deutlich.

Abb. 9. Rheum p. Stengelquerschnitt. Ca. 37 cm unterhalb des Gipfels. Man beachte vor allem das 3. Bündel von rechts mit dem zipfelähnlichen Fortsatz des Libriformringes. Hier entwickelt sich ein inneres Bündel, dessen Siebteil schon als heller Fleck in der Mitte zu erkennen ist.

Abb. 10. Ebenso wie bei 8, aber 1 cm tiefer geschnitten. Der Fortsatz ist größer geworden, ebenso sein Siebgewebe, und das Ganze ist mehr in das Markgewebe hineingerückt.

Abb. 11. Wie 9 und 10, ca. 40 cm unterhalb des Gipfels. Ein Zipfel des Bündels ganz links will sich gerade abspalten. Zwei innere Bündel sind gebildet; zwischen ihnen eine Anlage.

Abb. 12. Rheum p. ein ca. 41 cm unterhalb des Gipfels geführter Querschnitt durch den Blütenstiel. Die normalen und auch die beiden rechten inneren Bündel sind sehr deutlich. Man beachte auch hier wie in den vorigen Photographien das Zusammenrücken des Markgewebes beim Wachstum der inneren Bündel.



7

8

9

10

1

12

tischen Zellen bestehende, schmale primäre Rinde, deren Zellen Stärke und Oxalat führen; manche von ihnen besitzen einen dunkelgelben Inhalt. Die sekundäre Rinde und das Holz, getrennt durch das schmale Kambium sind von zahlreichen Markstrahlen durchzogen, deren Zellen radial gestreckt, 1 bis 4 Reihen breit sind und braunen Inhalt führen. Sie markieren sich deswegen sehr scharf vom übrigen Gewebe. Der Siebteil besteht aus meist obliterierten Siebröhren und prosenchymatisch gestreckten Geleitzellen, das Holz setzt sich aus großen Netz- oder Leitergefäßen, begleitet von Holzparenchymgewebe, zusammen. In ganz jungen Rhizomen sind die Gefäße spiralig verdickt. Tracheïden fehlen stets, wie ich das auf zahlreichen Längsschnitten feststellen konnte. Das mächtige, lockere Mark ist aus großen, isodiametrischen Parenchymzellen aufgebaut und enthält reichlich Stärkekörner, die meist zu mehreren vereinigt und mit deutlichem Spalt versehen sind. Ferner sind im Mark Farbstoffe und Oxalat vorhanden. Wegen des lockeren Gefüges des Marks ist ein Manipulieren mit dünnen Schnitten sehr schwierig.

Soweit sind alle Elemente des Rhizoms normal. Die Internodien sind, wie schon gesagt, sehr kurz; Blatt folgt auf Blatt. Die Scheiden der Rosettenblätter umfassen spiralig den oberen Teil des Rhizoms, von wo sich zahlreiche normale Leitbündel in die Blätter hinein fortsetzen. Ein Tangentialschnitt zeigt zahlreiche dieser sich in die Blätter fortsetzenden Bündel, welche durch Anastomosen verbunden sind. Die kreuz und quer verlaufenden Stränge entsprechen den Knotenebenen des Rhizoms, die zum Vegetationspunkt hin immer dichter aneinander rücken. Sieb- und Holzteil dieser Bündel haben normale Anordnung. Gerade umgekehrt aber liegen die Verhältnisse bei dem weiter nach innen zu folgenden zweiten Gefäßbündelkreis, dem Maserkreis. Die Maser im Rhizom unterscheidet sich von dem inneren Bündel des Stengels nur durch ihre Gestalt; sie ist nämlich im Rhizom sternförmig. Ganz junge Rhizome haben keinen Maserstrahlkreis (Abb. 7). Nach Schmitz fehlt der Maserstrahlkreis bei den Rhizomen der europäischen Arten; er ist zur Erkennung und Unterscheidung derselben praktisch von Wichtigkeit.

Im Interesse der Vollständigkeit der Arbeit muß ich noch kurz auf die Untersuchungen über Maserbildungen eingehen. Schmitz beschreibt im Rhizom von Rheum die Entstehung eines Kambiums um einen „isolierten" Siebstrang und des Sieb- und Holzgewebes der normalen Bündel durch ein Kambium. Dieses Kambium ist in der für Dikotyledonen typischer Weise angelegt. Die Holzparenchymzellen verholzen nie und führen im Herbst Stärke und Kristalldrusen. Durch das lockere Mark führen zahlreiche, gelegentlich sich kreuzende Anastomosenstränge wie Sehnen eines Kreises. Da, wie gesagt, im Rhizom die Blattbasen dicht übereinander stehen, bildet sich ein engmaschiges Netz von Bündeln. Allmählich verschwindet diese Unregelmäßigkeit der Anordnung mit fortschreitendem Wachstum, und es resultiert ein Ring vertikaler Stränge. In seinem jüngsten Sta-

dium zeigt der einzelne dieser Stränge eine Gruppe von Phloemzellen, die sich nach einer Stelle hin verbreitern. Bald beginnen die angrenzenden Zellen sich quer zu teilen, und ein Kambium entsteht, das nach und nach die ganze Phloemgruppe einschließt. Nicht lange danach werden nach außen zu Holzgefäße gebildet, die allmählich das ganze innere Bündel umgeben; gleichzeitig wird aber nach innen immer neues Siebgewebe hervorgebracht. Das ganze Gebilde wächst so in die Dicke und ist sternförmig von oft geschlängelten Markstrahlen durchzogen. Alle Elemente sind genau so gebaut wie die entsprechenden der normalen Bündel. Dieser innere Maserkreis tritt durch Anastomosen mit dem Phloemteil des normalen in Verbindung, indem das normale Holz durchbrochen wird. Solche Masern sind auch bei *Rheum emodi* vorhanden. Soweit Schmitz, der im wesentlichen also nur eine Beschreibung des Gefäßbündelverlaufs gibt, aber die Entstehung der Masern nicht erklärt. Nach Tschirch kommen die inneren Gefäßbündel durch „eine eigenartige Einstülpung und Invagination" normaler Bündel zustande. Am größten sind nach seiner Ansicht die zu innerst gelegenen Masern, die sich am besten vergrößern können. Die Wurzeln haben keine Masern. Die Eigenschaft der Masern, sich später mit einem Kambium zu umgeben, das den im Innern gelegenen Siebteil umschließt, hat manche Autoren veranlaßt, die Bündel leptozentrisch zu nennen. Die bei Monokotyledonenrhizomen vorkommenden leptozentrischen Bündel, auf die ich später noch zurückkommen werde, sind aber geschlossen; haben also im Gegensatz zu den Masern kein Kambium. Die echten leptozentrischen Leitbündel sind offenbar sekundärer Natur. Durch den Fortfall mechanischer Elemente blieb der Schutz des zarten Siebteils dem Holzteil überlassen, der sich dann um den ersteren lagerte. Der im Zentrum solcher Rhizome um den zarten Siebteil gelegene Holzteil ist einmal ein guter Schutz und verleiht auch dem Rhizom eine große Zugfestigkeit. Bei den Masern dagegen haben wir es mit offenen leptozentrischen Leitbündeln zu tun (Thoms, Handbuch der Pharmazie), wenn man die einzelnen Masern für sich ins Auge faßt. Allerdings weicht die Struktur doch nicht unwesentlich von dem leptozentrischen Gefäßbündel der Monokotyledonenrhizome ab, obgleich ihre mechanische Bedeutung dieselbe sein mag.

Über die Entstehung der Masern oder inneren Bündel ist, wie ich schon dargelegt habe, nur wenig veröffentlicht worden. Es ist wahrscheinlich, daß der Zweck der markständigen Leitbündel der ist, recht viele Tracheen und Tracheiden für die Stoffleitung dienstbar zu machen; diese Ansicht vertrat Strasburger. *Rheum gallicum* und *Rheum austriacum* haben keine Masern; sie fehlen in ganz jungen Rhizomen der echten chinesischen ebenfalls. Sehr eingehend hat Dutailly über die Maserbildung der *Rheuma*arten gearbeitet. Ich hatte den Autor schon bei der Erwähnung von *Rumex patientia* zitiert. Er sagt ferner, daß die Gefäßbündel der Monokotyledonen von Anfang an in endgültiger Zahl am Vegetationspunkt entstehen

und später keine neuen mehr hinzukommen. Ebenso sei es im Mark von *Rheum officinale*. Dutailly sagt wörtlich: „Une sec transversale qu'on la retrouve intacte montre un système unique des faisceaux médullaires, une coupe semblable faite plus haut en un point où la souche s'élaysit en laisse apercevoir deux, un plus haut il en existe trois, enfin aux points où cette souche atteint sa plus grande épaisseur, on peut en distinguer quatre, cinq et peut-être même d'avantage, et sur les coupes longitudinales convenablement faites on reconnait que ces systèmes naissent les uns les autres par bipartitions successives." Dutailly wirft nun die Frage auf, ob man diesen Vorgang als eine Verzweigung oder als Neubildung auffassen soll. „Ils (die markständigen Bündel) sont formés alors au point végétatif par de simples cellules allongés suivant l'axe du rhizome." Später aber wird es unmöglich, die Prokambialzellen von dem umliegenden Markgewebe zu unterscheiden. Er gibt noch folgende Anweisung für die Art der ferneren Untersuchung: „Il faut pour bien saisir l'origine des faisceaux médullaires que ces coupes soient faites à l'extérieurité d'un rhizome dont une couche des faisceaux intramédullaires et en train de se dédoubler." Aus dem Fehlen der inneren Bündel bei manchen Rhabarbersorten folgert Dutailly, daß sie scheinbar nicht wichtig für das Leben der Pflanzen seien.

d) Der Blattstiel.

Im Laufe dieser Arbeit habe ich die Wurzel, den Blütenstengel und das Rhizom geschildert. Es war daher von Interesse, auch noch etwas über das Verhalten der Leitbündel im Blattstiel und auch im Blatt zu erfahren. Während des Studiums gelangte eine Arbeit in meine Hände von Fritz Jürgen Meyer, der für das Verhältnis von Blatt zum Stengel eine neue Theorie aufstellt. Nach seinen Untersuchungen sind die Blattbündel ganz unabhängig von den Stammbündeln und mit diesen nur durch kurze, tracheidenartige Ansatzstücke verbunden. Nach dieser Auffassung könnte man also die Blätter als selbständige Organe ansehen, die mit den Leitbündeln des Stammes durch Haustorienbildungen in Verbindung treten. F. Jürgen Meyer stellte fest, daß es keine Tracheen gibt, die der Achse und einem Blatte gemeinsam angehören, auch nicht solche, die dem Wurzelsystem und der epikotylen Achse gemeinsam angehören; es gibt also nach Meyer keine zwei verschiedenartigen Organen gemeinsam angehörenden Tracheiden. Sicherlich sind die kurzen Ansatzstücke zwischen den verschiedenen Organbündeln gute Regulatoren des Transpirationsstromes. Bei keiner der untersuchten Pflanzen fand der Autor Tracheen, die länger waren als das betreffende Organ. Man muß in Konsequenz dieser Arbeit nur noch von organeigenen Tracheen und Tracheiden sprechen.

Da also das Leitbündelsystem des Blattes nunmehr als selbständig anzusehen ist, war die Frage zu prüfen, ob auch im Blattstiel von

Rheum eine Wiederholung der eigenartigen Leitbündelspaltung, der wir schon im Blütenstiel und im Rhizom begegneten, stattfinden wird.

Die Abbildungen 6 und 19 stellen Querschnitte durch den Blattstiel des jüngeren Blattes einer Infloreszenzachse dar. Die einzelligen Haare (Ha) sind höckerig. Gut ausgebildetes Kollenchymgewebe liegt in mehreren Zellreihen an der Peripherie. Im Blattstiel liegen zahlreiche, zerstreut angeordnete Gefäßbündel, die sich von dem äußeren normalen Ring der Leitbündel am Knoten abgliedern. Es kommen Schnitte vor, wo dieses Verhalten deutlich wird. Die Leitbündel liegen im parenchymatischen Gewebe, und man kann trotz der zerstreuten Lagerung von einem Gefäßbündelkreis sprechen, weil die Gefäßbündel unter dem mächtigen Kollenchymring ziemlich regelmäßig angeordnet sind. Dieser Kollenchymring muß natürlich an der Peripherie liegen, da ja der Blattstiel biegungsfest sein muß. Seine Zellen zeigen die typische Verdickung des kollenchymatischen Gewebes. Die Epidermis besitzt einzellige, höckerige Haare und ihre Zellen sind stark nach außen gewölbt. Die dem Zentrum des Stieles näherliegenden Bündel sind größer als die peripheren; sie haben bei ihrem Wachstum weniger Widerstand zu überwinden. Neben mehr ausgebildeten, größeren liegen zahlreiche kleinere Leitbündel, bei denen das sie scheidenartig umgebende Assimilationsgewebe nur über dem Siebteil ausgebildet ist. Das rührt daher, daß die Holzteile eines solchen Bündelpaares dicht aneinander gerückt sind (Abb. 19). Das die Bündel umgebende Assimilationsgewebe besteht aus dünnwandigen, im Querschnitt rundlichen Zellen und wird durch das Wachstum der Bündel zurückgedrängt. Auffallend sind in Gruppen angeordnete Zellen; sie sind weitlumiger als das andere Parenchymgewebe, haben relativ starke Wände und führen dunkelbraunen Inhalt (Z). Die mächtigen Blattrippen der sehr großen Blätter zeigen betreffs ihrer Anatomie nichts Bemerkenswertes.

4. Die Entwickelung der inneren Bündel bei Rheum palmatum.

Aus der Anatomie des Rhizoms ist es ersichtlich, daß hier keine guten Schnittbilder herzustellen sind. Viele vergebliche und umständliche Versuche beweisen dies. Der Schnitt (Abb. 15) zeigt die Unübersichtlichkeit eines solchen mikroskopischen Bildes. Der reichlich vorhandene Farbstoff verhindert eine gute Übersicht. Auch das Entfärben mit Eau de Javelle hilft hier nicht, denn dann werden die Schnitte so stark angegriffen, daß ein weiteres Manipulieren mit ihnen fast unmöglich wird. Es kommt noch hinzu, daß wegen der kurzen Internodien im Rhizom die Schnittbilder wenig instruktiv sein können. Von der Überlegung ausgehend, daß das Rhizom als unterirdischer Stengelteil sich nicht wesentlich von dem Blütenstengel unterscheiden kann, stellte ich meine weiteren Untersuchungen hauptsächlich mit einem Blütenstengel einer kleineren Pflanze von ungefähr 120 cm Höhe an, der dann gute Präparate lieferte, die photo-

graphiert und gezeichnet werden konnten. Die Anatomie des Blütenstieles unterscheidet sich, abgesehen von der Korkschicht und dem Hervortreten des kollenchymatischen Gewebes nicht sehr von der des Rhizoms. Ich habe das alles im einzelnen dargelegt und möchte hier noch einmal auf das Libriformgewebe hinweisen, das die einzelnen Bündel umgibt. Es ist von charakteristischer Form und besteht aus Zellen, die nicht verholzen. Nach der Behandlung mit Chloraljodanilin tritt dieses Libriformgewebe sehr scharf hervor und ist dann dunkelgelb gefärbt. Eine große Ähnlichkeit in der Anatomie besteht mit *Rumex alpinus*, wenngleich letzteres keine inneren Bündel besitzt.

Nachstehende Tabelle soll ein übersichtliches Bild der Anzahl der normalen und der anormalen Leitbündel von *Rheum palmatum β tanguticum* geben, wie sie auf Querschnittbildern zu sehen sind.

Anzahl der Leitbündel bei Rheum palmatum β tanguticum.

Pflanze mit ca. 120 cm hohem Blütenstengel.

Schnitthöhe vom Gipfel aus	Zahl der normalen Bündel	Zahl der inneren Bündel	Bemerkungen
21 cm	53	0	1 Anlage (inn.)
22 „	54	0	ebenso
23 „	54	0	ebenso
34 „	56	0	ein auß. Bünd. in Teilung
25 „	56	0	—
26 „	56	1	(Knoten) 5 Anlag. (innere)
27 „	56	1	ebenso
28 „	60	1	Teilg. äuß. Bündel
31 „	61	1	Anl. (innere)
32 „	61	1	—
33 „	61	1	—
34 „	63	1	—
35 „	63	1	—
36 „	63	1	—
37 „	63	1	—
38 „	69	17	—
39 „	69	17	—
40 „	69	18	6 Anlagen (innere)
41 „	70	18	6 Anlagen (innere)
110 „	zahlreiche	Kreis innerer Bündel	—

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß zum erstenmal 21 cm unterhalb des Gipfels der Infloreszenzachse die Anlage eines inneren Bündels auftritt, trotzdem hier schon 53 normale Bündel vorhanden sind. Die Vermehrung der letzteren geht ziemlich gleichmäßig vor sich entsprechend der Zunahme des Stengelumfanges. In der obersten Region fehlen die inneren Bündel ganz; hier ist auch der Umfang des

Blütenstengels sehr gering und dementsprechend das Markgewebe sehr klein. Die sämtlich in Libridoformscheiden steckenden normalen Bündel sind ein äußerst wirksamer Schutz gegen Umbrechen oder Verletzung des Stieles, wie ich mich selbst überzeugen konnte. Dem Mikrotommesser wird ein erheblicher Widerstand beim Eindringen entgegengesetzt. Schon in einer Entfernung von 24 cm vom Gipfel des Blütenstieles vermehren sich die normalen Bündel. Dies geschieht durch radiale Abspaltung von Siebgewebe, das sofort wieder mit Libriform umgeben wird (Abbildung 9). Das Gefäßbündel ganz rechts auf diesem Bilde hat gerade ein neues normales abgespalten. Der Libriformbelag der normalen Bündel muß also auch in seinen radialen Flanken Siebteilprimanen enthalten, die allerdings nicht zu erkennen sind. Das Holz des neu entstandenen Bündels wird von einem normal angelegten Kambium gebildet, ist also stets sekundär. Eine Zeitlang bleibt das ganze Bündel mit dem Mutterbündel eng vereinigt, bis es auch wie alle anderen durch Markstrahlen isoliert wird (Abbildung 14, das dritte von links).

In 26 cm Entfernung vom Gipfel wurde eine Knotenebene getroffen. Hier ist ein inneres Bündel fertig ausgebildet und schon die Anlagen für weitere fünf vorhanden. Ein ebenso unvermitteltes Zunehmen der inneren Bündel findet man bei 38 cm Schnitthöhe (vgl. Tabelle). Es sind hier schon 17 innere zu erkennen, weiter nach der Basis des Stengels zu nehmen die inneren Bündel an Zahl schnell zu. Die Zunahme geschieht ziemlich unvermittelt in längeren Intervallen. Die Knotenebenen des Blütenstengels sind deshalb noch bemerkenswert, weil sich hier auch die Blattbündel abgliedern, wie bereits erwähnt. Letztere hängen mit dem äußeren normalen Bündelkreis bogenförmig zusammen; sie müssen daher die Rinde durchbrechen. Ein geeigneter Schnitt zeigt dann auch scheinbar in der Rinde liegende Bündel (Abbildung 16).

Aus der Tabelle ergibt sich daher folgendes Bild des Bündelverlaufs im Blütenstengel. Bis zu ungefähr einem Drittel der Stielhöhe hatte die Pflanze keine inneren Bündel ausgebildet und nur Anlagen für sie geschaffen. Es waren aber schon 56 normale vorhanden. Die Anlagen der inneren Bündel nehmen aber im nächsten Drittel des Stieles unvermittelt zu und erreichen dann in den dicksten Teilen an der Basis ihr Maximum. Viel regelmäßiger haben sich die normalen Bündel vermehrt entsprechend der allmählichen Zunahme des Umfanges des Stengels. Vergegenwärtigt man sich die Querverbindungen der einzelnen Bündel untereinander, so erhält man das Bild einer kegelförmigen, dichtgeflochtenen Reuse, in die hinein eine zweite kleinere so gesteckt wurde, daß die Grundflächen, zwei konzentrischen Kreisen gleich, mit den Peripherien sich nicht berühren. Die andere Kreisfläche der inneren Reuse berührt die Mantelfläche der größeren äußeren. Bei fertiger Ausbildung ergibt sich ein Bild, wie es Abbildung 13 zeigt.

Die Frage ist nun: wie kommt der zweite innere Bündel-

kreiszustande? Die ersten Schnitte durch den Blütenstengel von der Blütenregion an zeigen nur den normalen äußeren Gefäßbündelring, der seinen Siebteil nach außen und seinen Holzteil nach innen kehrt. Umgeben ist jedes Bündel von einem mehrschichtigen Ring von Libriformzellen, die unverholzt bleiben. Aber schon ein wenig tiefer treffen wir im Blütenstengel auf die ersten Anlagen der inneren Bündel. Der Libriformbelag verleiht den einzelnen Gefäßbündeln ihre charakteristische Gestalt; er umgibt sie fast ganz. Nur an den radialen Flanken ist er zuweilen sehr schmal oder fehlt ganz. Der Außenseite des Gefäßbündels, also dem Siebteil, liegt er kappenartig auf; manchmal stumpf kegelförmig oder zugespitzt (Abbildung 13). Am inneren Teil der Gefäßbündel umfaßt der Libriformbelag dieselben sichelartig (Abbildung 13). Der Libriformring ist in allen Abbildungen von Rheum mit Li bezeichnet. Die einzelnen Zellen dieses Ringes sind im Querschnitt eckig und ziemlich dickwandig. Sie sind also fertig ausgebildet. Es müssen sich aber in diesem Libriformbelag Zellen meristematisch erhalten haben, die sich bei Bedarf differenzieren können.

Betrachtet man die Abbildung 9 und zwar das dritte Bündel von links, so erkennt man, daß der Libriformbelag an der Innenseite zipfelartig verlängert ist und in der Mitte dieses Zipfels eine etwas hellere Kreisfläche zeigt. Dieser helle Punkt wird von Siebgewebe gebildet, das nur von der Innenseite des normalen Bündels stammen kann, da es ja noch durch das Libriformgewebe mit ihm zusammenhängt. Das in dem Libriformzipfel enthaltene Siebgewebe ist genau so gebildet wie das normale. An den radialen Seiten in Höhe des normalen Siebgewebes fehlt der Libriformbelag. Das das innere Bündel bildende normale Leitbündel ist eines der größten in Abbildung 9. Durch die zipfelartige Ausstülpung sind die umliegenden Markzellen etwas zusammengedrückt worden. Abbildung 10 zeigt einen Schnitt, der nur 1 cm unterhalb des ersten liegt. Man erkennt leicht, daß der Libriformzipfel größer und die Einschnürungsstelle schmaler geworden ist. Auch ist noch kein inneres Bündel ganz ausgebildet. Ein weiteres Stadium in der Entwickelung der inneren Bündel stellt Abbildung 11 dar. Das erste Gefäßbündel ganz links hat die innere Abzweigung beinahe ganz abgeschnürt. Zwei innere Bündel sind fertig ausgebildet, und zwischen ihnen, etwas oberhalb, ist ein inneres schon frei im Markgewebe liegend im Entstehen. Abbildung 12 zeigt drei innere fertig ausgebildete und zwei normale Bündel in Entstehung begriffen. Durch das Wachstum rücken die inneren Bündel immer tiefer in das Markgewebe hinein, um bei vollständiger Ausbildung einen zweiten inneren Gefäßbündelkreis zu bilden, dessen Holz- und Siebteil aber invers angeordnet sind (Abbildung 13). Zuweilen kommt es vor, daß der Holzteil der inneren Bündel nicht genau auf den der äußeren zugerichtet ist, daß die inneren Bündel also etwas schräg im Markgewebe liegen. Das mag daher rühren, daß der von den Markzellen dem Dickenwachstum des Bündels ent-

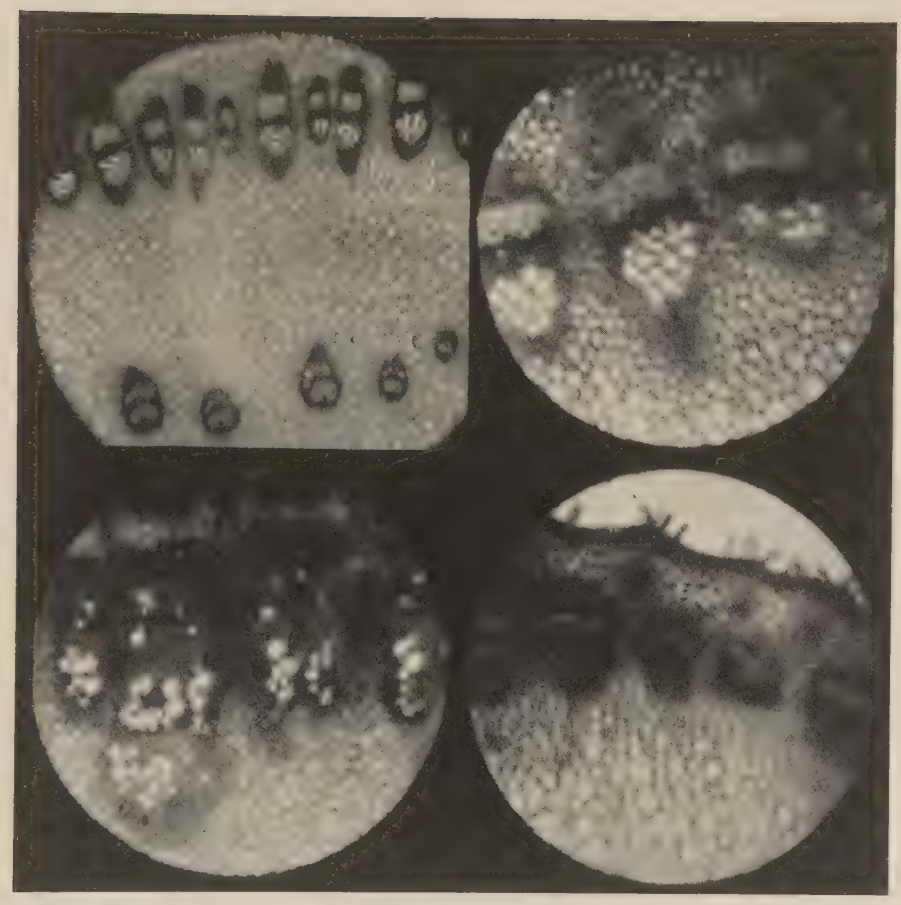


Abb. 13. Rheum p. Schnitt 110 cm vom Gipfel entfernt. Die inneren Bündel sind weit ins Mark gerückt. Die normalen haben eine schlanke Gestalt erhalten und haben sich stark vermehrt. Der Holzteil der inneren ist dem der normalen zugekehrt.

Abb. 14. Rheum p. Dieser Schnitt und auch der folgende liegt nur wenige cm über der Ansatzstelle des Rhizoms. Sie zeigen, daß die Übersichtlichkeit bedeutend nachläßt. Beim 3. Bündel von links ist ein neues normales entstanden.

Abb. 15. Wie oben Nr. 14, noch 2 cm tiefer. Der Farbstoff nimmt stark zu. Vgl. S. 18.

Abb. 16. Rheum p. Der Schnitt geht durch einen Knoten und zeigt die angeschnittenen Verzweigungen der Normalbündel, die in der Rinde zu liegen scheinen und sich in das Leitungssystem des Blütenstieles fortsetzen.

gegengesetzte Widerstand in radialer Richtung am stärksten war. Die inneren Bündel von *Rumex patientia* und *Rumex crispus* haben oft eine ähnliche Lagerung (Abbildung 1, 2). Wie Abbildung 13 zeigt, haben die äußeren Bündel eine keilförmige, die inneren eine spitzeiförmige Gestalt. Der Schnitt liegt 110 cm unterhalb des Gipfels, also dicht über der Ansatzstelle am Rhizom. Je mehr man sich dieser nähert, um so undeutlicher werden die Schnittbilder (Abbildungen 14 und 15). Die Gründe hiefür habe ich eingehend dargelegt.

Die Bildung der inneren Bündel bei *Rumex patientia, Rumex crispus* und *Rumex domesticus* verläuft in derselben Weise wie bei *Rheum*. Ein Gegensatz ist aber insofern vorhanden, als diese *Rumex*-arten neben den inneren auch noch bikollaterale Leitbündel besitzen. *Rheum* hat Bündel mit zwei sichtbaren Siebteilen niemals; denn wenn der innere Siebteil erst zu erkennen ist, beginnt auch schon die Abtrennung vom Mutterbündel (Abbildungen 1—3).

Wir sahen also, daß die inneren Bündel von *Rheum* durch tangentiale Abspaltungen aus den normalen entstehen. Es müssen daher bestimmte Zellen des Libriformbelages ihren meristematischen Charakter erhalten oder ihn, wenn er verloren war, wieder erlangt haben. Die Leitbündelinitialen der inneren Bündel sind wie gesagt im Libriformbelag der äußeren normalen eingeschlossen. Da dieser sich nach innen, also vom Holzteil abgliedert, wie die Abbildungen zeigen, so kann er nicht die Initialen des äußeren Siebteils, die ja von ihm relativ weit entfernt sind, mitnehmen, sondern muß Siebteilprimanen von einem potentiellen inneren Siebteil mitbringen. Dieser potentielle Siebteil ist also am normalen Bündel nach innen zu gelegen vorhanden, aber nicht zu erkennen. Es muß einer späteren zytologischen Arbeit überlassen bleiben, festzustellen, ob die als Initialen der inneren Bündel in Funktion tretenden Zellen sich nicht in Dichte des Plasmas in Gestalt oder in Größe des Zellkernes von anderen sie umgebenden Libriformzellen unterscheiden lassen. Die Leitbündel von *Rheum palmatum* haben einen äußeren normalen und einen inneren potentiellen Siebteil, sind daher in ihrer Anlage bikollateral. Dies zeigt sich sofort, sobald die inneren Bündel Holz- und Siebteil erkennen lassen, darin, daß der Holzteil dieser inneren Bündel nach außen, der Siebteil nach innen gebildet wird. Jedes innere Bündel wird sofort von einem Libriformring umgeben, der zuerst nur das Siebgewebe umschließt; später bildet sich an einer Seite des neuentstandenen inneren Bündels ein Kambium aus, das nach und nach das ganze Gebilde umschließt und nun seinerseits nach außen Holz mit Markstrahlen und nach innen immer neues Siebgewebe bildet. Das zuerst gebildete Siebgewebe und die Libriformscheide sind primären Ursprungs. Das vom Kambium gebildete Siebgewebe und alles Holz dagegen sekundär. An den einzelnen Innenbündeln wiederholt sich der oben beschriebene Vorgang in der Weise, daß sich da, wo der Libriformring sich etwas in das Siebgewebe einstülpt, ein neuer halb-

mondförmiger Siebteil entsteht, der sich mit einem Kambium umgibt und nun wieder dem ursprünglichen gegenüberliegendes Holz bildet. Bei der radial verlaufenden Bildung neuer normaler Bündel entstehen auch zuerst von Libriform umgebene Siebelemente, während das Holz erst später gebildet wird (Abbildung 9, das Bündel ganz rechts). Im Rhizom sind die inneren Bündel mehr rundlich, man nennt sie ihrer Form wegen Masern.

Zusammenfassend muß also festgestellt werden, daß *Rheum palmatum β tanguticum* potentiell-bikollaterale Leitbündel besitzt, d. h. ihre Gefäßbündel haben an bestimmten Stellen des Libriformbelages, der fast das ganze einzelne Bündel umgibt, Siebteilprimanen, die ohne weiteres nicht sichtbar sind, sondern erst mit der Bildung des inneren Bündels Schritt für Schritt in Erscheinung treten (s. die diesbezüglichen Abbildungen). Auf Grund dieser Erklärung ist gleichzeitig die inverse Lagerung von Sieb- und Holzteil nicht mehr verwunderlich; sie stellen eben die innere Hälfte eines bikollateralen Bündels dar.

Anschließend soll noch erörtert werden, woher möglicherweise der Anstoß für die Entwickelung dieser Primanen rührt. Wollte man die inneren Bündel für gänzlich unabhängige Neubildungen halten, so müßte man auch für sie ein besonderes Meristem annehmen; der Ausdruck Plerom für das Bildungsgewebe des Zentralzylinders müßte für diese Pflanzen dann entsprechend geändert werden. Die Annahme eines besonderen Meristems für die inneren Bündel hat etwas Unwahrscheinliches; es liegt viel näher, beide Bündeltypen aus einem und demselben Meristem abzuleiten und anzunehmen, daß sie Hälften gewöhnlich bikollateraler Leitbündel sind, die im Pflanzenreich nicht selten vorkommen. An dieser Annahme kann die Tatsache nichts ändern, daß die innere Hälfte des bikollateralen Bündels später ihre Form wesentlich ändert. Entscheidend ist nur, daß sich der innere Teil aus dem äußeren bildet und selbständig weiterentwickelt. Bei der Beschreibung der Ausbildung der inneren Bündel taucht die Frage auf: War der meristematische Charakter der Zellen, die sich von der Innenseite der äußeren Bündel differenzieren, immer vorhanden, also nur latent oder erwarben sie diesen Charakter erst später? In beiden Fällen könnten innere oder äußere Faktoren oder beide gemeinsam die Entwickelung auslösen. Zur Beantwortung dieser Frage möchte ich auf eine Arbeit Helms hinweisen, die sich besonders mit dem Prokambium befaßt. Helm stellte durch Mikrotomschnitte durch die Vegetationspunkte einer Anzahl von Pflanzen durch geeignete Farbreaktionen und durch die Katalasereaktion fest, daß die den Zentralzylinder bildenden Zellen, welche allein er als Prokambialzellen bezeichnet, schon im Urmeristem für ihre spätere Ausbildung zum Prokambium prädestiniert sind. Sie liegen in Ringform als Grenze zwischen Mark- und Rindenzellen. Zuerst wird sich das Hautsystem des notwendigen Schutzes wegen und dann das Mark differenzieren. Durch ihr Wachstum wird das Bildungsgewebe des Prokambiums

mehr und mehr auf eine schmale Ringzone beschränkt. Aus dem dann gebildeten Prokambium entstehen nicht nur die Gefäßbündel, sondern auch das mechanische Gewebe, das zwischen den Bündeln liegt oder sie umgibt. Es kann sich das ganze Prokambium zum Gefäßbündelring umwandeln oder aber nur einige bevorzugte Stellen dieses Ringes. Das dazwischen liegende Gewebe des Prokambiums bildet in letzterem Falle das mechanische Gewebe. Von diesem Standpunkt aus sind auch die Markstrahlzellen zwischen den einzelnen Bündeln ihrer Entstehung nach von den Zellen des Markes verschieden, was sich ja auch meist äußerlich dokumentiert. Wie wenig verschieden voneinander die Prokambiumzellen und Sklerenchymfasern sind, erhellt auch daraus, daß auf Querschnitten beide in ihren Anlagen nicht zu unterscheiden sind.

Bei diesen Differenzierungsvorgängen ist es sehr gut möglich, daß ein Teil des Prokambiums nicht zu Gefäßbündeln und Sklerenchymgewebe oder wie bei *Rheum* zu Libriformgewebe umgebildet wird, sondern seinen meristematischen Charakter behält. Es bedarf dann nur eines Anstoßes, um das Wachstum auszulösen.

Überträgt man das oben Gesagte auf *Rheum,* so wäre der Vorgang folgender: Aus den schon in ihrer Anlage prädestinierten Prokambiumzellen, also aus den Zellen, die den Zentralzylinder und das Libriformgewebe bilden, haben sich die äußeren Gefäßbündel und der Libriformbelag differenziert. Dabei sind bestimmte Gruppen in letzterem gelegener Zellen meristematisch geblieben und haben dann unter irgendwelchen Bedingungen ihre Entwickelung zu Siebelementen und weiteren Libriformzellen fortgesetzt; denn das Kambium der inneren Bündel, alles Holz und späteres Siebgewebe sind sekundärer Natur, wie ich schon erörterte.

Den Anstoß zur Ausbildung der inneren Bündel gibt aller Wahrscheinlichkeit nach die Differenzierung der sich in die Tochterachsen fortsetzenden Leitbündel. Bei *Rheum* sind es die Knoten des Blütenstiels, wo sich Nebenachsen ausbilden. In der Tabelle (S. 24) ist in 26 cm Entfernung vom Scheitel der Hauptachse ein Knoten getroffen worden; hier ist ein inneres Bündel ganz ausgebildet und unvermittelt schon weitere fünf Anlagen innerer Bündel vorhanden. Man sieht, daß die Entwickelung gleichsam ruckweise geschieht.

Fanden sich die Anlagen der neuen inneren Bündel bei den normalen äußeren, so mußten diese in ihrer Anlage bikollateral sein. Da diese Anlage sich in keiner Weise bemerkbar macht, so müssen wir die Bündel potentiell bikollateral nennen. Der Unterschied zwischen den gewöhnlichen bikollateralen Leitbündeln und den potentiellen ist nur der, daß diese ihren zweiten Siebteil erst dann zeigen, wenn sie sich anschicken, ein neues, inneres Bündel zu bilden. Ich habe oben erwähnt, daß Siebteilinitialen vermutlich nicht nur am inneren Teil des normalen Bündels liegen, sondern daß auch die radialen Flanken des Libriformbelags solche enthalten müssen.

Wozu bildet nun die Pflanze solche inneren Bündel?

Um einem gesteigerten Leitungsbedürfnis zu begegnen, könnte sie ja den Querschnitt der normalen vergrößern oder deren Zahl vermehren. Die Ansicht der meisten Forscher geht dahin, daß ein gesteigertes Leitungsbedürfnis ihre Bildung veranlaßt. Dem läßt sich entgegenhalten, daß hier das bikollaterale Gefäßbündel ebenso am Platze wäre. Ich zeigte aber schon – wie auch Haberlandt angibt — daß neben bikollateralen auch innere Bündel, „isolierte Leptomstränge", vorkommen. Es ist merkwürdig, daß gerade diese Pflanzen oft beide Bündeltypen besitzen. Zu ihrer Erklärung genügt das biologische Moment gesteigerter Stoffleitung offenbar allein nicht. Man muß sich vergegenwärtigen, daß die meisten dieser Pflanzen kletternd oder perennierend sind. Bei ersteren ist der Stengel sehr lang und ein ungehinderter Saftverkehr ist hier besonders wichtig; es können auch durch die Torsionen des Stengels etwa entstehende Pressungen des äußeren Gefäßbündelringes dann durch einen inneren Bündelkreis kompensiert werden. Bei den perennierenden Pflanzen dienen die Wurzelstöcke oder Wurzeln meist als Speicherorgane für Reservestoffe. Für diese Pflanzen ist es von Wichtigkeit, die Reservestoffe bei Bedarf schnell in die Wachstumszonen abzuleiten und auch wieder Assimilate zu speichern. Vielleicht sind es sogar zwei in entgegengesetzter Richtung verlaufende Saftströme, für die das bikollaterale Leitbündel eingerichtet ist. A. Fischer in Haberlands Pflanzenanatomie gibt an, daß der obere Gefäßbündelteils hauptsächlich in noch jungen Blättern von *Cucurbita pepo* funktioniert, in älteren dagegen entleert ist, während der untere dauernd tätige Siebröhren hat. Strasburger folgert daraus, daß der obere Leptomteil zur Beförderung der Baustoffe in den jungen Organen dient, dann seine Tätigkeit einstellt. Der untere aber dient der Assimilation und bleibt dauernd tätig. Die nächste Entwickelungsstufe vom bikollateralen Leitbündel aus bilden dann die inneren Bündel oder, wie man sie im Rhabarberrhizom nennt, die Masern. Ein im Innern des Holzringes gelegener Siebteil ist geschützter als ein außerhalb desselben an der Peripherie des Organes gelegener. Von hier aus setzen sich die Bündel in die Blattbasis fort und breiten sich der Spreite entsprechend aus, und zwar dem mechanischen Prinzip folgend, mit dem Holzteil der morphologischen Oberseite und dem Siebteil der Unterseite des dorsiventralen Blattes zugekehrt. Betrachtet man nun die aus den Blättern kommenden Bündel als Fortsetzung der Stammbündel, so muß die normale Anordnung die sein, daß der Siebteil nach außen, der Holzteil nach innen liegt. Auf Grund der Arbeit von Jürgen Meyer ist es aber richtiger, nur von organeigenen Leitbündeln zu sprechen, also die des Stammes und der Blätter, zum Teil auch die der einzelnen Internodien als eigene Systeme aufzufassen und demzufolge den Ausdruck Blattspurstränge fallen zu lassen.

Bei den *Polygonaceen* ist der Siebteil relativ mächtig und muß von mechanischem Gewebe geschützt werden. Wird nun der Stengel

und damit das als Speicherorgan dienende Mark sehr dick, so ist ein im Mark liegendes Gefäßbündelsystem zur schnellen Zu- und Ableitung von Assimilaten viel nützlicher als ein an der Peripherie gelegener Kreis einfach kollateraler oder bikollateraler Bündel. Denn im ersteren Falle kommen mehr Stoffleitungsbahnen mit dem Speichergewebe in Berührung als im letzteren. Dadurch ist es möglich, schnell die Reservestoffe an die Peripherie der Organe und an die Verbrauchsorte, die Vegetationspunkte, und von den Assimilationsorganen zurück zum Speichergewebe, hier also dem Markgewebe zu transportieren. Da die inneren Bündel auch mit den äußeren in Verbindung stehen, so bilden alle in ihrer Gesamtheit ein kompliziertes Röhrensystem für Rhizom und Stengel, das man mit dem Adernetz des tierischen oder menschlichen Körpers vergleichen könnte. Die inneren Bündel wachsen mit der Pflanze in die Dicke, und selbst dann noch, wenn die anderen Organe ihr Wachstum längst eingestellt haben. Die Tracheen des Hadroms dienen zur Wasserleitung und zum Druckausgleich und stellen zugleich einen guten Schutz für das zarte Siebgewebe dar.

Faber hat die Entstehung eines bikollateralen Gefäßbündels von *Cucurbita pepo* beschrieben. Er stellte fest, daß die Gefäßbündel dieser Pflanze in ihrer Anlage schon bikollateral sind und sagt weiter: „Das zweite Phloem wird sehr früh im selben Prokambiumstrang angelegt wie die anderen Elemente des Gefäßbündels und ist in keiner Weise vom äußeren Phloem verschieden. Schließlich kommt es hier nur auf die Bezeichnung an, ob man solch ein Gefäßbündel betrachtet als zwei nebeneinander liegende Bündel, wovon das zweite sich nur halb entwickelt hat oder ob man dieses Gefäßbündel bikollateral nennt. Was die älteren Bündel betrifft, so würde man geneigt sein, durch das Auftreten eines inneren Kambiums, das innere Phloem als ein unvollständiges zweites Gefäßbündel zu betrachten. Das letztere würde dann weiter durch ein eigenes Kambium sich vergrößern können. Auch das Auftreten von Holzelementen, welche höchstwahrscheinlich vom zweiten Kambium gebildet sind, würde für diese Auffassung sprechen.“ Auch hiernach könnte man die inneren Bündel als Teilstücke bikollateraler auffassen und andererseits jedes innere Bündel mit dem zugehörigen normalen als ein bikollaterales ansehen. Die *Rumex*arten haben ja, wie ich zeigte, beide Bündeltypen. Bei *Rheum* ist der bikollaterale Charakter der Gefäßbündel latent, weshalb ich sie potentiell bikollateral genannt habe. Erst später in der Entwickelung wird diese Tatsache offenbar, und die Ausbildung eines zweiten Kambiums und sekundären Holzes können den Charakter der Gefäßbündel nur morphologisch ändern. Ursprünglich waren also bei Rheum bikollaterale Leitbündel vorhanden, die im Laufe der ontogenetischen Entwickelung eine Anzahl innerer bildeten mit natürlich inverser Lagerung der Gefäß- und Siebelemente.

Die Abbildung 20 soll rein schematisch ein längshalbiertes Stengelstück von *Rheum palmatum* darstellen, das bei 1, 2 und 3

Gefäßbündel zeigt. Gesetzt, der Schnitt würde bei 1 horizontal geführt werden, so trifft er eine Anzahl Bündel, die einfach kollateral wären. Der Schnitt bei 2 aber würde auf bikollaterale Bündel schließen lassen, weil 2 Siebteile vorhanden sind; es könnte der Fall eintreten, daß der innere Siebteil nicht zu erkennen ist. Die letzte Schnittebene bei 3 würde einen normalen äußeren und einen anormalen inneren Bündelkreis zeigen, deren Holz- und Siebelemente natürlich invers angeordnet sein müssen. Es ist demnach wichtig, genau zu wissen, in welcher Höhe des Stengels der Schnitt geführt wurde und wie hoch der Stengel im ganzen war. Nur so kann man eine Übersicht über den Bündelverlauf gewinnen, sowie Neubildungen erkennen und richtig deuten.

Durch das Studium der anatomischen Anomalie der besprochenen *Polygonaceen* ist es daher gelungen, ein System für die etwas schwierigen Verhältnisse bei ihrem markantesten Vertreter, dem Rhabarber, zu finden, und gleichzeitig lassen sich vorsichtige Schlüsse auf ihre Verwandtschaft auch in anatomischer Hinsicht ziehen.

Nach Jaretzky hat sich eine Gruppe der *Polygonaceen* (es sind die mit bikollateralen und inneren Bündeln) in einer Richtung, die andere Gruppe ohne innere Bündel bis zu den diözischen Arten durch Chromosomenverlust in der entgegengesetzten entwickelt. In der Mitte steht als Grundtypus *Rheum,* und als Ausgangspunkt der Entwickelung müßte es auch ein anatomisches Verhalten zeigen, das etwa die Mitte zwischen *Rumex domesticus* und *Rumex acetosa* hält. Ohne mir diese Ansicht zu eigen zu machen, möchte ich doch darauf hinweisen, daß die anatomischen Verhältnisse für die *Rheum*arten besonders charakteristisch sind. Wie die obigen Ausführungen zeigten, läßt sich schwer eine Parallele zu der Anatomie anderer Pflanzen finden.

5. Die inneren Bündel sind nicht primitiv, sondern progressiv.

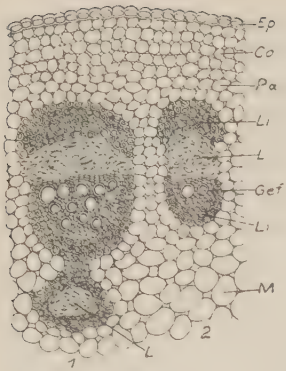
Ich komme nunmehr dazu, die festgestellte Tatsache des Auftretens bikollateraler Leitbündel bei den *Polygonaceen* sowie die eigenartige Spaltung der Leitbündel bei *Rheum* entwickelungsgeschichtlich auszuwerten. Es handelt sich um die Frage: Sind die bikollateralen Leitbündel bei den Polygonaceen primitiver Natur, so daß sich also die kollateralen Leitbündel aus ihnen ableiten würden oder sind sie als eine Progression aufzufassen? An sich würde nichts im Wege stehen, die Leitbündel der Polygonaceen als ursprünglich bikollateral anzusehen und dann weiter anzunehmen, daß die kollateralen Leitbündel durch Reduktion des inneren Siebteils entstanden sind. Gegen diese Annahme spricht einerseits, daß durch die eigenartige Spaltung im Holzteil der Leitbündel von *Rheum* zwei gesonderte Leitbündel hervorgebracht werden. Dieser Spaltungsvorgang bedeutet sicher eine sekundäre Erscheinung. Voraussetzung hierfür ist allerdings die Leptomanlage an der Innenseite des Holz-

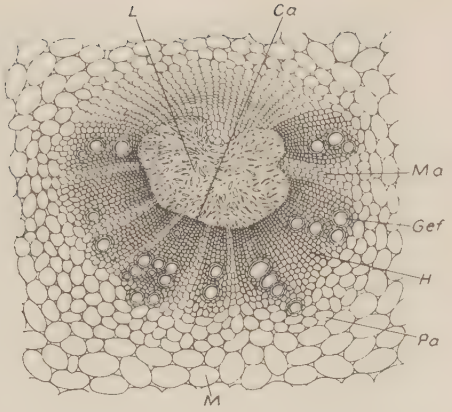
teils. Würde es sich bei den inneren Siebteilanlagen nur um eine Reduktion eines früher ausgebildeten Siebteils handeln, so würde nach allen unseren bisherigen Erfahrungen das reduzierte Element nicht nachträglich wieder zu voller Funktion gelangen können. Aus diesem Grunde müssen wir annehmen, daß es sich hier nur um eine Neuerwerbung handeln kann.

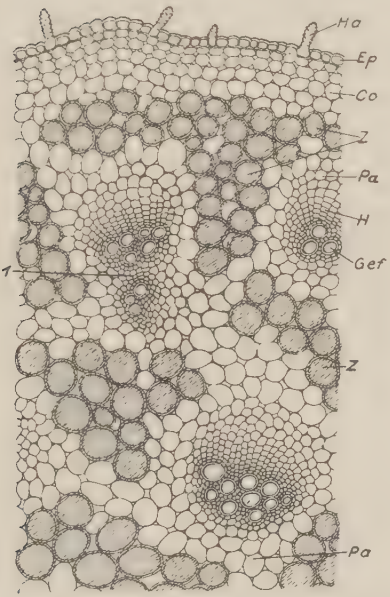
Vergleichen wir nunmehr das Vorkommen von bikollateralen Leitbündeln bei den *Polygonaceen* mit dem Alter der betreffenden Arten, so können wir, da wir bei den *Polygonaceen* polyploide Reihen antreffen, aus der Chromosomenzahl gewisse Rückschlüsse auf das Alter der betreffenden Arten machen. Man nimmt heute allgemein an, daß die Arten mit einfacher Grundzahl die ältesten sind, während die polyploiden Zahlen als Kennzeichen der jungen Reihen gelten.

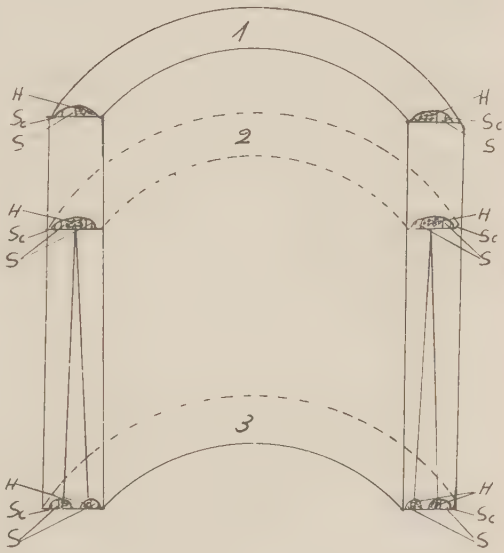
Wir finden nun, wie ich das schon S. 15 an Hand einer Tabelle erörterte, bei den Arten mit einfacher Grundzahl stets nur kollaterale Gefäßbündel, während sich bikollaterale nur bei polyploiden Arten finden. Man muß aber noch eine Menge anderer Faktoren, die alle mehr oder minder von Bedeutung sind, heranziehen, um hier ein einigermaßen sicheres Urteil fällen zu können. Vor allem ist es nötig, die Stelärtheorie hier kurz zu erwähnen.

Eine sehr eingehende Arbeit über die Stele hat Schoute geliefert. Er verwirft die älteren Einteilungen der primären Gewebe in Hautgewebe, Grundgewebe und Fibrovasalstränge nach Sachs und in Dermatogen, Periblem und Plerom nach Hanstein und vertritt die Theorie Van Tieghems. Letzterer Autor stellt folgende Einteilung der primären Gewebe auf: Epidermis, Rinde und Zentralzylinder oder Stele. Schoute hat diese Theorie durch eingehende, mühevolle Untersuchungen erhärtet und zahlreiche Pflanzenfamilien anatomisch untersucht. Er kommt dabei zu dem Schluß, daß der Hansteinschen Einteilung keine phylogenetische Bedeutung zukommt, weil nämlich die einzelnen Gewebearten, Dermatogen, Periblem und Plerom, die jede für sich ganz bestimmte Teile des Pflanzenkörpers erzeugen sollen, sich nur in den seltensten Fällen scharf am Vegetationspunkt markieren. Meist lassen sie sich morphologisch überhaupt nicht unterscheiden. Bei Wurzeln muß man noch ein Kalyptrogen unterscheiden, ganz abgesehen davon, daß die Fälle nicht selten sind, wo ein Meristem Hautschicht, Rinde und Kalyptra bildet. Man denke hier an die Wurzeln der *Leguminosen*. Trotzdem ist die Hansteinsche Einteilung der Gewebearten von didaktischer Bedeutung, weswegen man sie nicht ablehnen sollte. Wenn ich hier nur die Van Tieghemsche Einteilung gelten lassen möchte, so will ich damit zum Ausdruck bringen, daß nicht schon am Vegetationspunkt markierte Gewebeschichten immer nur eine später als Hautgewebe usw. bezeichnete Zone des Pflanzenkörpers bilden, sondern daß sich daran früher oder später auch andere Zellschichten beteiligen können. Die Hansteinschen Determinationen erhöhen









Erläuterung zu den Abbildungen.

B. Zeichnungen.

Abb. 17. Zwei normale Gefäßbündel stark vergrößert dargestellt. Die Zellen des Libriformbelags Li haben einen eckigen Querschnitt. Die Markzellen werden von den sich bildenden Zipfeln stark zurückgedrängt. Das Siebgewebe des entstehenden und des normalen Bündels sind völlig gleich gebildet. Die Epidermiszellen haben stark verdickte Außenwände und das Kollenchym bildet ein ringförmiges, die Stengelperipherie umlaufendes Gewebe. Die Gefäße = Gef sind weitlumig.

Abb. 18. Stellt ein inneres Bündel aus dem Blütenstiel stark vergrößert dar. Das Kambium = Ca ist nur sehr schlecht zu erkennen. Das obliterierte Siebgewebe liegt in der Mitte, das Holz liegt außen herum. Sehr deutlich sind die mehrreihigen Markstrahlen Ma, vgl. auch Photo Nr. 8.

Abb. 19. Querschnitt durch einen Blattstiel von Rheum p. Die Buchstaben bedeuten: Ep - Epidermis, Ha = Haare, Co = Kollenchym, Ge = Gefäßbündel, Z = dunkelbraune Zellen, Pa = Parenchymgewebe. Die Haare sind einzellig und mit Höckern versehen. Die dunkelbraunen Zellen sind sehr dickwandig und rundlich im Querschnitt. Man beachte die Gefäßbündel bei 1, vgl. auch Photo Nr. 6.

Abb. 20. Stengelstück vom Rheum p. längs halbiert, rein schematisch. Die Buchstaben bedeuten: H = Holz, S = Siebgewebe, Sc = Sklerenhym. 1, 2, 3 = Querschnittsebenen. Nähere Angaben im Text.

die Übersichtlichkeit in der Anatomie, haben aber nur rein morphologische Bedeutung.

Das glaubte ich vorausschicken zu müssen, um keine Mißverständnisse in meinen folgenden Ausführungen aufkommen zu lassen. Der Safttransport, sei es nun der der Assimilate oder der des Wassers, geschieht im Pflanzenkörper in Leitungsbahnen, die naturgemäß langgestreckt und so eingerichtet sein müssen, daß dem zu transportierenden Stoff das kleinstmögliche Hindernis bereitet sein muß. Diese Bahnen müssen daher lange Röhren sein, die, wenn sie aus Zellfusionen entstanden sind, ihre Querwände ganz verloren oder zum mindesten perforiert haben müssen. Sie müssen durch Verzweigungen miteinander in Verbindung stehen und alle Teile des Pflanzenkörpers durchziehen. Siebröhren und Geleitzellen und Tracheen und Tracheiden müssen generell voneinander getrennt werden. Sie sind zwei ganz verschiedene Gewebearten, nicht allein in morphologischer, sondern auch in physiologischer Beziehung und könnten jede für sich, auch wenn sie getrennt wären, funktionieren. Wenn man sie trotzdem immer beieinander findet, so daß sie zusammen als Gefäßbündel bezeichnet werden, so müssen Gründe für ihr Zusammentreten vorhanden sein, die noch nicht völlig geklärt sind. Einmal kann das schutzbedürftige, zarte Leptom an den festen Hadromsträngen eine gute Stütze finden; es kann aber auch die Vereinigung beider bei der Zu- und Ableitung der Assimilate von Vorteil für die Pflanze sein. Bei den *Polytrichaceen* kommen bereits im Stengel Leitungsbahnen vor, die man vielleicht als rudimentäres Hadrom ansehen könnte. Sie stellen ein axiles Bündel langgestreckter Zellen dar und dienen neben ihrer Hauptfunktion noch zur Erhöhung der Zugfestigkeit. Manchmal sind auch einige ebenfalls primitive Leptomzellreihen vorhanden, die den Hadromstrang begleiten; trotzdem ist die Begrenzung des Zentralzylinders hier noch keine scharfe. Wenn nun im Stämmchen eines Laubmooses, eines in bezug auf Gliederung und Aufbau wenig komplizierten Individuums, der Saftstrom immer in einer Richtung verläuft, so kann sich der Transport der Baustoffe auch reibungslos vollziehen. Was müßte aber geschehen, wenn infolge weiterer Differenzierung und Gliederung des Organismus sich noch ein entgegengesetzter Strom ausbildet, der beispielsweise Eiweißstoffe zu den als Reservestoffbehälter dienenden Organen führen soll? Um dieser biologischen Erscheinung zu entsprechen, muß sich zwangsläufig ein neues, leitendes Gewebe bilden, das für die Eigenart seines Transportstromes eingerichtet ist, das Leptom. Dieses Leptom ist bei allen Pflanzen äußerst zart, nur kurze Zeit intakt und wird meist schnell erneuert. Die Hadromstränge dagegen sind derb und zugfest und eignen sich vortrefflich zum Schutz des zarten Leptoms. Die Siebstränge werden sich also dem Holzteil anlegen, und zwar mit um so größerer Wahrscheinlichkeit, je weniger mechanisches Festigungsgewebe vorhanden ist. Wir wären damit zum hadrozentrischen Gefäßbündel der Farne gelangt. Teilt sich

der Hauptstrom nicht, d. h. sind keine Seitenorgane vorhanden, die mit Wasser und Nährstoffen versorgt werden müssen, so liegt für die Pflanze kein Anlaß vor, die Stele zu zergliedern. Im entgegengesetzten Falle jedoch muß das geschehen, um allen Seitenorganen schnell Wasser zuzuführen und die gebildeten Assimilate abzuleiten. Im Blatt wird sich notwendigerweise der Gefäßbündelbau der Dorsiventralität desselben anpassen; er ist dem des Stammes gleichsinnig. Das bedeutet: Der Holzteil liegt der morphologischen Oberseite, den Pallisadenzellen, an, die eine große Verdunstungsfläche bilden und ständig mit Wasser versorgt werden müssen. Der Siebteil muß sich dann der Unterseite des Blattes anlegen, wo er viel geschützter ist. Man wäre so zwanglos zum kollateralen Bündelbau gelangt. In den Blättern der Farne läßt sich diese Entwickelung nach Strasburger stufenweise verfolgen.

Die Stelärtheorie, die heute wohl ausschließlich vertreten wird, läßt sich also denkbar einfach und natürlich erklären. Nun aber kommen wir zum leptozentrischen Leitbündel, das anscheinend diese ganze Entwickelung unterbricht. Doch finden sich auch hier einfache Erklärungen für seine Entstehung. Die leptozentrischen Gefäßbündel kommen bei Monokotyledonenrhizomen, also bei Reservestoff speichernden Organen vor. Die Monokotyledonen nehmen also auch in ihrer Anatomie eine Art Sonderstellung ein. Da die Monokotyledonenrhizome relativ mächtige Speicherorgane darstellen, daneben aber auch noch mechanische Aufgaben zu erfüllen haben, so benötigen sie viele Leitungsbahnen zur Zu- und Ableitung von Reservestoffen. Diese zahlreichen Siebröhren bedürfen eines ausreichenden Schutzes, und müssen, da sie zerstreut angeordnet sind, rings von festem Gewebe, in diesem Falle also von Holzsträngen umgeben sein.

Pericykel und Endodermis oder Schutzscheide umgeben den Zentralzylinder und die letztere wird als Grenzschicht der Stele zugerechnet. Sie setzt sich aus eigentümlich verdickten Zellen zusammen und könnte mit einem Wasserleitungsrohr verglichen werden, das mit Ventilen, hier Zellen ohne Wandverdickungen, zum Druckausgleich versehen ist.

Je mehr Siebröhren vorhanden sind, desto schneller wird auch die Entleerung und Füllung der Reservestoffbehälter vor sich gehen, je besser muß aber auch der Schutz der zarten Siebelemente sein.

Es ist hier erforderlich, einige Worte über die Stelärtheorie nachträglich zu sagen. Der Zentralzylinder kann in einzelne, im Kreise angeordnete Abschnitte geteilt sein, wie das ja typisch für die Dikotyledonen ist. Der Pericykel ist in diesem Falle kein ringsum laufender Zellkreis, sondern er ist nach van Tieghem „zerrissen". Diese Struktur wird von ihm als „Astelie" bezeichnet. Hat aber jedes Gefäßbündel für sich Pericykel und Endodermis, so liegt eine „Polystelie" vor. Auf die Unterarten der Einteilung des Zentralzylinders nach van Tieghem will ich nicht eingehen, sondern nur

daran erinnern, wie wichtig die anatomische Struktur einer Pflanze für ihre morphologische Gliederung, für ihre Lebensbedingungen und nicht zuletzt für den Platz ist, den sie im System einnimmt. Man kann mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß das bikollaterale Gefäßbündel sich entwickelungsgeschichtlich an das kollaterale anschließt. Weiter oben habe ich die biologischen Gründe seiner Entstehung erörtert. Ich kann dem Standpunkt mancher Autoren, daß es einen Stillstand in der Entwickelung darstellt, nicht beipflichten, sondern muß meinen Untersuchungen zufolge vielmehr annehmen, daß manche Pflanzenfamilien, ganz gleich, ob sie hoch oder niedrig im System stehen, sich die Fähigkeit bewahrt haben, bestimmte Gewebe meristematisch zu erhalten. Äußere Faktoren wie eigenartige Lebensbedingungen, morphologische Gliederung oder auch innere Wachstumsprozesse waren dann die Veranlassung, diese Meristeme in Tätigkeit zu setzen oder sie daran zu hindern. Dadurch nur kann die Tatsache erklärt werden, daß sehr hoch, aber auch sehr niedrig entwickelte Pflanzenfamilien bikollaterale oder innere Bündel besitzen. Die inneren müssen ja, wie ich zeigte, als besondere Form einfach bikollateraler angesehen werden.

Denkt man sich den Holzteil des leptozentrischen Leitbündels nochmals rings umgeben von Leptom und das ganze vom Zentrum aus in Sektoren zerlegt, so hat man das Schema eines bikollateralen Leitbündels. Es wäre also durch Kombination eines leptozentrischen mit einem einfach kollateralen zu konstruieren. Denkt man sich ferner den Holzteil eines solchen Sektors tangential zerschnitten, so stellt der innere Teil ein markständiges Leitbündel dar.

Weiter oben habe ich schon auf die Ausführungen Jaretzkys hingewiesen, der die *Rheum*arten als Ausgangspunkt der Entwickelung innerhalb der Polygonaceen betrachtet. Sie stellen gewissermaßen einen Grundtypus dar und sind vielleicht Pflanzen, die ein noch nicht endgültig festgelegtes äußeres wie inneres Aussehen zeigen. Nochmals verdient es erwähnt zu werden, daß die *Rheum*arten sehr leicht bastardieren. Ein Zeichen, daß sie leicht neue Eigenschaften aufnehmen und weiter vererben. Jaretzky stellt die These auf, daß von *Rheum p.* mit der Haploïdzahl 11 durch Verlust der Chromosomen bis zu 7 + 8 in den diözischen Arten die Entwickelung in der einen Richtung verlaufen sei; nämlich zu *Rumex acetosa*. Die der gleichen Sektion angehörige monözische und zehnchromosomige *Rumex scutatus L.*, repräsentiert durch Vermehrung der Chromosomen die andere Richtung. Alle von mir untersuchten *Rumex*arten mit bikollateralen und inneren Leitbündeln haben ein Vielfaches der Haploïdzahl 10.

C. Zusammenfassung.

1. Die vorliegende Arbeit hatte zur Aufgabe, das eigenartige Vorkommen von leptozentrischen Leitbündeln im Rhabarberrhizom, die als „Masern" seit langer Zeit bekannt sind, entwickelungsgeschichtlich aufzuklären.

2. Es wurde festgestellt, daß die Entstehungsgeschichte dieser leptozentrischen Leitbündel sich lückenlos an dem Blütenstengel verfolgen läßt.

3. Der Blütenstengel hat basales Wachstum, so daß die Teile unmittelbar unter der Spitze die ältesten sind; sie zeigen im Querschnitt einen Kreis kollateraler Leitbündel.

4. An Schnitten, die größere Entfernung von der Spitze hatten, zeigte sich, daß sich diese Leitbündel in oben beschriebener Weise tangential spalten und einen zweiten Siebteil erkennen lassen. Die Leitbündel müssen somit ihrer Anlage nach als bikollateral angesehen werden.

5. Die nach innen abgespaltenen Leitbündel stellen nunmehr die markständigen Bündel dar und setzen sich im Rhizom fort. Aus ihnen entwickeln sich die leptozentrischen Gefäßbündel desselben in der Weise, daß um den freiliegenden Teil des Siebteils ein Kambium angelegt wird, welches nach außen ebenfalls ringsherum Gefäße bildet. Dieses Kambium erzeugt in der Folge nach innen immer weitere Siebelemente und nach außen Holzelemente.

6. Die gleiche Teilung der Bündel im Holzteil wurde auch im Blattstiel beobachtet.

7. Außer dieser tangentialen Teilung der Leitbündel im Blütenstengel erfolgen auch radiale Teilungen der einzelnen Leitbündel und zwar sowohl an den äußeren als auch an den inneren, wodurch die Anzahl der Bündel vermehrt wird.

8. Das Auftreten von bikollateralen Leitbündeln bei den Polygonaceen ist als eine Neuerwerbung aufzufassen, was sich einerseits aus der nachträglichen Entwickelung des inneren Siebteils bei *Rheum* ergibt, andererseits aus der Tatsache, daß bikollaterale Leitbündel nur bei den polyploiden *Rumex*arten auftreten, während sie denen mit einfacher Grundzahl fehlen.

Ich möchte nicht versäumen, allen Herren, die mich bei der Ausarbeitung dieser Dissertation in liebenswürdiger Weise unterstützten, meinen herzlichen Dank auszusprechen. Herrn Professor Dr. Diels danke ich für die freundliche Überlassung des Arbeitsplatzes sowie des Materials, Herrn Professor Dr. Gilg für manche Anregung aus dem reichen Schatze seiner Erfahrungen, besonders aber Herrn Professor Dr. Schürhoff, der mir dieses Thema stellte und mich bei der Ausführung dauernd unterstützte und beriet.

Literaturverzeichnis:

Berg, O. und Schmidt: Anatomischer Atlas. Berlin 1865. — De Bary: Vgl. Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877. — Dutailly: Sur quelques Phénomènes ... dans les tiges et les racines des dicotyledones. Paris 1879. — Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien. IV, 1 a. Leipzig 1893. — Faber, F. C.: Zur Entwickelungsgesch. bikollateral. Gefäßbündel ... (in: Berichte Botan. Ges. 22, Berlin 1904). — Gilg-Brandt-Schürhoff: Lehrbuch der Pharmakognosie. Berlin 1927. — Haberlandt, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1904. — Helm, Joh.: Untersuchungen über d. Differenzierung der Sproßscheitelmeristeme... (in: Planta, 15. Berlin 1932). — Hérail, J.: Recherches sur l'anatomie comp. de la tige des dicotyledones (in: Annales Sc. Nat. Bot. VII, 2, S. 203—314. 1885. — Jaretzky, R.: Einige Chromosomenzahlen aus der Famile der Polygonaceen (in: Berichte Deutsch. Bot. Ges. 45. 1927). — Maheshwari: Origin and Development of internal bundles in the stem of Rumex crispus. (Allahabed). Madras 1929. — Meyer, A.: Wissenschaftliche Drogenkunde. Berlin 1892. — Meyer, Jürgen: Die Begriffe „stammeigene Bündel" und „Blattspurbündel" im Lichte unserer heutigen Kenntnisse ... (in: Jahrb. f. wiss. Botanik. 69. Leipzig 1928). — Sanio, C.: Über endogene Gefäßbündelbildung (in: Botan. Zeitung, 1864, S. 227). — Schmitz: Über die sogen. Masern der Radix rhei (in: Sitzber. Naturforsch.-Ges. Halle, 12. Okt. 1874). — Schoute, J. C.: Die Stelärtheorie. Jena u. Groningen 1903. — Solereder, H.: Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, F. Enke. 1899. — Strasburger, E., Noll, Schenck, Schimper: Lehrbuch der Botanik. 17. Aufl. Jena 1928. — Thoms, H.: Handbuch der prakt. u. wiss. Pharmacie. Bd. 5 (Brandt u. Wasicky), Wien u. Berlin 1926 u. f. — Tschirch, A.: Handbuch der Pharmakognosie. Leipzig 1917. — Tschirch-Oesterle: Anatomischer Atlas. Leipzig 1900.

Lebenslauf.

Am 6. Dezember 1896 wurde ich zu Frankfurt/O. als Sohn des Kaufmanns August Würke geboren. Im evangelischen Glauben getauft und erzogen, besuchte ich die Mittelschule in meiner Vaterstadt, um mich nach Absolvierung derselben dem Drogistenberuf zuzuwenden. Nach einer dreijährigen Lehrzeit war ich noch längere Zeit in Drogengroßhandlungen tätig und wurde am 7. November 1916 zum Militär eingezogen. Nach zweijähriger Militärzeit, von der ich 1½ Jahr an der Front verbrachte, wurde ich im Dezember 1918 entlassen und war bis Oktober 1920 nochmals kaufmännisch tätig.

Zur Vervollkommnung meiner Schulbildung, welches Ziel ich erst jetzt erreichen konnte, da mein Vater schon starb, als ich sechs Jahre zählte, legte ich nacheinander das Verbandsexamen, die Reifeprüfung für Obersekunda und im April 1924 das Abiturientenexamen in Berlin auf der Kürschner-Oberrealschule ab.

Ich gedachte, mich nun der juristischen Laufbahn zuzuwenden, mußte aber das Aussichtslose meines Beginnens einsehen und ergriff den mir viel näher liegenden Beruf des Apothekers. Nach einer zweijährigen Praktikantenzeit in Lebus/Oder bei Herrn Apotheker Roth, die ich mit dem Vorexamen abschloß, konditionierte ich 1 Jahr in Frankfurt/O., studierte dann vom Oktober 1928 bis Herbst 1929 an der Universität Berlin Pharmazie und legte das Staatsexamen am 17. Oktober 1930 ab. Von diesem Zeitpunkt an beschäftigte ich mich nach Erledigung physiologischer und systematischer Kurse mit der Abfassung einer Dissertation. Meine Lehrer auf der Universität waren die Herren: Professor Dr. Anselmino; Dr. Brieger, Privatdozent; Dr. Czaja, Privatdozent; Professor Dr. Diels; Professor Dr. Gilg; Professor Dr. Mannich; Professor Dr. Mayer; Professor Sabalitschka; Professor Dr. Schürhoff. Auch an dieser Stelle möchte ich allen Herren, die meine Ausbildung bis hierher gefördert haben, meinen wärmsten Dank aussprechen.

Herbert Würke.